

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Sveučilište u Dubrovniku
Institut Ruđer Bošković
Poslijediplomski interdisciplinarni sveučilišni studij
Molekularne bioznanosti

Ana Josipović, mag.ing.agr.

**Regulatorni mehanizmi fotosintetske učinkovitosti genotipova
soje tijekom različitih faza razvoja pod utjecajem stresa izazvanog
sušom**

Doktorska disertacija

Osijek, 2019.

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Sveučilište u Dubrovniku
Institut Ruđer Bošković
Poslijediplomski interdisciplinarni sveučilišni studij
Molekularne bioznanosti

Ana Josipović, mag.ing.agr.

**Regulatorni mehanizmi fotosintetske učinkovitosti genotipova
soje tijekom različitih faza razvoja pod utjecajem stresa izazvanog
sušom**

Doktorska disertacija predložena
Sveučilišnom Vijeću za poslijediplomske interdisciplinarne doktorske studije
u svrhu stjecanja akademskog stupnja doktora znanosti
na Sveučilišnom poslijediplomskom interdisciplinarnom doktorskom
studiju Molekularne bioznanosti - modul Biologija biljaka

Osijek, 2019.

Doktorska disertacija izrađena je na Odjelu za oplemenjivanje i genetiku industrijskog bilja i Agrokemijskom laboratoriju Poljoprivrednog instituta Osijek te Laboratoriju poslijediplomskog interdisciplinarnog sveučilišnog studija Molekularne bioznanosti, pod mentorstvom prof. dr. sc. Hrvoja Lepeduša i dr. sc. Josipa Kovačevića, u sklopu znanstvenih projekata Ministarstva znanosti, obrazovanja i sporta RH: „Fiziologija stresa i gospodarska svojstva različitih kultivara pšenice i ječma" (073-0731674-0552) voditelja prof. dr. sc. Josipa Kovačevića i "Utjecaj oksidativnog stresa na organizaciju i funkciju biljnih stanica i tkiva" (073-0731674-1673) voditelja prof. dr. sc. Hrvoja Lepeduša.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Sveučilište u Dubrovniku
Institut Ruđer Bošković
Poslijediplomski interdisciplinarni sveučilišni
studij Molekularne bioznanosti

Doktorska disertacija

Znanstveno područje: Interdisciplinarno područje znanosti
Znanstvena polja: Poljoprivreda, Biologija

Regulatorni mehanizmi fotosintetske učinkovitosti genotipova soje tijekom različitih faza razvoja pod utjecajem stresa izazvanog sušom

Ana Josipović, mag. ing. agr.

Disertacija je izrađena na:

Poljoprivrednom institutu Osijek (Odjel za oplemenjivanje i genetiku industrijskog bilja i Agrokemijski laboratorij) i Laboratoriju poslijediplomskog interdisciplinarnog sveučilišnog studija Molekularne bioznanosti, Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Mentor/i: Prof.dr.sc. Hrvoje Lepeduš,
Dr.sc. Josip Kovačević

Kratki sažetak doktorske disertacije:

Istraživanje je provedeno na 13 genotipova soje u stresnim uvjetima nedostatka vode i tri faze razvoja (početak cvatnje, početak formiranja mahuna i puni razvoj (nalijevanje) sjemena), te su odabrana dva genotipa koji pokazuju najveće razlike u tolerantnosti na stres izazvan sušom prema mjerenjima fotosintetske učinkovitosti lista i prinosa zrna soje. Linija OS-211 imala je učinkovitije mehanizme prilagodbe na stres uzrokovan sušom od Korane. To je potvrđeno višim vrijednostima indeksa fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}), maksimalnog kvantnog prinosa fotosustava II (F_v/F_m), omjera protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_o/DI_o) i prijenosa elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_o(TR_o-ET_o)$), te nižim vrijednostima rasipanja energije po aktivnom reakcijskom središtu (DI_o/RC) i varijabilne fluorescencije na J stupnja (V_j), kao i većim koncentracijama fotosintetskih pigmenta u listu (Chl *a* i Chl *b*) te boljom relativnom akumulacijom regulatornih fotosintetskih proteina citokrom *f* i *D1*. OS-211 je također imala više vrijednosti svih komponenti prinosa, osim žetvenog indeksa u sve tri faze razvoja i obje godine istraživanja. Smanjenje fotosintetske učinkovitosti i biokemijskih parametara, kao i komponenti prinosa zrna bilo je najizraženije u fazi početka formiranja mahuna i punog razvoja sjemena, dok su stresni uvjeti na početku cvatnje najmanje djelovali na biljke soje.

Broj stranica: 206

Broj slika: 29

Broj tablica: 36

Broj literaturnih navoda: 442

Jezik izvornika: hrvatski

Ključne riječi: *Glycine max* (L.) Merr., fluorescencija klorofila *a*, faze razvoja, komponente prinosa, stres suše

Datum obrane: 20. ožujka 2019.

Stručno povjerenstvo za obranu:

1. dr. sc. Aleksandra Sudarić, znanstvena savjetnica u trajnom zvanju, Odjel za oplemenjivanje i genetiku industrijskog bilja, Poljoprivredni institut Osijek, predsjednica
2. prof. dr. sc. Vera Cesar, redovita profesorica, Laboratorij za staničnu i molekularnu biologiju biljaka, Odjel za biologiju Sveučilišta J. J. Strossmayera u Osijeku, član
3. izv. prof. dr. sc. Janja Horvatić, izvanredna profesorica, Laboratorij za ekofiziologiju biljaka, Odjel za biologiju Sveučilišta J. J. Strossmayera u Osijeku, član
4. dr. sc. Marija Viljevac Vuletić, znanstvena suradnica, Odjel Agrokemijski laboratorij, Poljoprivredni institut Osijek, zamjena

Disertacija je pohranjena u: Nacionalnoj i sveučilišnoj knjižnici Zagreb, Ul. Hrvatske bratske zajednice 4, Zagreb; Gradskoj i sveučilišnoj knjižnici Osijek, Europska avenija 24, Osijek; Sveučilištu Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Trg sv. Trojstva 3, Osijek

BASIC DOCUMENTATION CARD

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek
University of Dubrovnik
Ruđer Bošković Institute
University Postgraduate Interdisciplinary Doctoral Study of
Molecular biosciences

PhD thesis

Scientific Area: Interdisciplinary Area of Science

Scientific Fields: Agriculture, Biology

Regulatory mechanisms of photosynthetic efficiency in soybean genotypes during different developmental stages under the influence of drought stress

Ana Josipović, M Eng. Agriculture

Thesis performed at: Agricultural Institute Osijek (Department of Breeding and Genetics of industrial plants and Agrochemical Laboratory) and Laboratory of University Postgraduate Interdisciplinary Doctoral Study of Molecular biosciences, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

Supervisor/s: Hrvoje Lepeduš, PhD, Full Professor
Josip Kovačević, PhD, Senior Scientific Adviser

Short abstract:

The study was conducted on 13 soybean genotypes under stressful conditions of water deficiency and in three stages of development (the beginning of flowering, the beginning of pod formation and the full seed development). On the basis of photosynthetic efficiency and grain yield, two genotypes that showed the greatest difference in tolerance to the drought stress were selected. Genotype OS-211 had better regulatory mechanisms of photosynthetic efficiency than genotype Korana. This was confirmed with the higher values of the index of photosynthetic efficiency (PI_{ABS}), the maximum quantum yield of photosystem II (F_v/F_m), the ratio of energy trapping and dissipation (TR_o/DI_o) and electron transport beyond Q_A ($ET_o(TR_o-ET_o)$) and lower values of dissipation per active reaction center (DI_o/RC) and variable fluorescence at J step (V_j), as well as higher concentrations of photosynthetic pigments in the leaf (Chl *a* and Chl *b*) and better relative accumulation of regulatory photosynthetic proteins cytochrome *f* and D1. OS-211 also had higher values of all yield components, except harvest index, in all three phases of development and in both years of research. Reduction of photosynthetic efficiency and biochemical parameters as well as grain yield components were most pronounced at the beginning of pod formation and full seed development, while stress conditions at the beginning of flowering had the least effect on soybean plants.

Number of pages: 206

Number of figures: 29

Number of tables: 36

Number of references: 442

Original in: Croatian

Key words: *Glycine max* (L.) Merr., chlorophyll *a* fluorescence, stages of development, yield components, drought stress

Date of the thesis defense: March 20, 2019

Reviewers:

1. Aleksandra Sudarić, PhD, Senior Scientific Adviser, Agricultural Institute Osijek;
2. Vera Cesar, PhD, Full Professor, Department of Biology;
3. Janja Horvatić, PhD, Associate Professor, Department of Biology;
4. Marija Viljevac Vuletić, PhD, Scientific Associate, Agricultural Institute Osijek

Thesis deposited in: National and University Library in Zagreb, Ul. Hrvatske bratske zajednice 4, Zagreb; City and University Library of Osijek, Europska avenija 24, Osijek; Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Trg sv. Trojstva 3, Osijek

*Poznato je konačno, nepoznato je beskonačno.
U intelektualnom pogledu nalazimo se na otočiću
usred oceana neobjašnjivosti. Dužnost je svake
generacije da moru otme još po koji komadić kopna.*

T.H. Huxley

Ovaj rad posvećujem svojoj majci Kati koja nažalost više nije s nama i sinu Robertu koji me svaki dan uči da je najbitnije živjeti u trenutku jer prošlost je već napisana, a budućnost svima nama skrivena.

SADRŽAJ

1. UVOD	1
1.1. PREGLED DOSADAŠNJIH ISTRAŽIVANJA	4
1.1.1. Botanička klasifikacija i razvojne faze soje (<i>Glycine max</i> (L.) Merr).....	4
1.1.2. Rast i razvoj biljaka u uvjetima suše	5
1.1.2.1. Fotosintetska učinkovitost biljaka u uvjetima suše	8
1.1.2.2. Razvojne faze i komponente prinosa soje u uvjetima suše	10
1.1.3. Kompozicija, organizacija i funkcija fotosintetskog aparata viših biljaka	14
1.1.3.1. Svjetlosne reakcije i put prijenosa elektrona	15
1.1.3.1.1. Linearni prijenos elektrona	16
1.1.3.1.2. Ciklički prijenos elektrona	17
1.1.3.2. Calvin-Bensonov ciklus.....	18
1.1.3.3. Proteinski kompleksi u procesu fotosinteze	18
1.1.3.3.1. Fotosustav I.....	18
1.1.3.3.2. Fotosustav II.....	19
1.1.3.3.3. Citokrom b6f.....	21
1.1.3.3.4. ATP sintaza	21
1.1.4. Fluorescencija klorofila a	22
1.1.4.1. Primjena fluorescencije klorofila a u istraživanju abiotskog stresa	25
1.2. CILJEVI I HIPOTEZE ISTRAŽIVANJA	28
1.2.1. Ciljevi istraživanja.....	28
1.2.2. Hipoteze	28
2. MATERIJAL I METODE	29
2.1. BILJNI MATERIJAL	29
2.2. MIKROKLIMATSKI UVJETI UZGOJA	30
2.3. OPIS EKSPERIMENTA	30
2.4. UZGOJ PRESADNICA.....	31
2.5. VODNI REŽIM TRETMANA	32
2.6. MJERENJE FLUORESCENCIJE Klorofila A	33
2.7. ODREĐIVANJE RELATIVNOG SADRŽAJA VODE U LISTU	34
2.8. ODREĐIVANJE RAZINE LIPIDNE PEROKSIDACIJE	35
2.9. ODREĐIVANJE KONCENTRACIJE FOTOSINTETSKIH PIGMENATA	35
2.10. IMUNODETEKCIJA PROTEINA D ₁ , CITOKROM F I RUBISCO LSU	36
2.10.1. Izolacija topivih i membranskih proteina	36
2.10.2. Spektrofotometrijsko određivanje koncentracije proteina	37
2.10.3. Denaturirajuća diskontinuirana elektroforeza u poliakrilamidnom gelu (SDS - PAGE)	37
2.10.4. Imunodetekcija proteina <i>Western blot</i> analizom	38
2.10.4.1. Prijenos i bojanje proteina na membrani.....	38
2.10.4.2. Imunodetekcija proteina	38
2.11. MJERENJE KOMPONENTI PRINOSA	39

2.12. STATISTIČKE ANALIZE.....	40
3. REZULTATI ISTRAŽIVANJA.....	42
3.1. KLASITER ANALIZA GENOTIPOVA SOJE NA OSNOVI PARAMETARA FOTOSINTETSKE UČINKOVITOSTI.....	42
3.2. PRINOS ZRNA GENOTIPOVA SOJE.....	44
3.3. PARAMETRI FLUORESCENCIJE KLOOROFILA A	46
3.3.1. Varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_J).....	46
3.3.2. Varijabilna fluorescencija na I stupnju (V_I).....	49
3.3.3. Maksimalni kvantni prinos fotosustava II ($TR_o/ABS = F_v/F_m$)	52
3.3.4. Gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS_o).....	55
3.3.5. Apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC).....	58
3.3.6. Protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR_o/RC) ...	61
3.3.7. Prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu (ET_o/RC)	64
3.3.8. Rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu (DI_o/RC).....	67
3.3.9. Indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}).....	70
3.3.10. Omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS)	73
3.3.11. Omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_o/DI_o).....	76
3.3.12. Prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_o(TR_o-ET_o)$).....	79
3.4. BIOKEMIJSKI PARAMETRI	82
3.4.1. Relativni sadržaj vode u listu (RWC).....	82
3.4.2. Koncentracija produkata peroksidacije lipida ($TBARS$)	85
3.4.3. Koncentracija fotosintetskih pigmenata	88
3.4.3.1. Klorofil <i>a</i> ($Chl a$)	88
3.4.3.2. Klorofil <i>b</i> ($Chl b$)	91
3.4.3.3. Omjer klorofila <i>a</i> i klorofila <i>b</i> ($Chl a/b$)	94
3.4.4. Akumulacija fotosintetskih proteina D_1 , citokrom <i>f</i> i Rubisco LSU.....	97
3.5. KOMPONENTE PRINOSA ZRNA SOJE	99
4. RASPRAVA.....	104
4.1. FOTOSINTETSKA UČINKOVITOST GENOTIPOVA SOJE U UVJETIMA SUŠE	105
4.2. RELATIVNI SADRŽAJ VODE U LISTU, LIPIDNA PEROKSIDACIJA I FOTOSINTETSKI PIGMENTI U UVJETIMA SUŠE.....	114
4.3. REGULATORNI FOTOSINTETSKI PROTEINI U UVJETIMA SUŠE.....	119
4.4. KOMPONENTE PRINOSA U UVJETIMA SUŠE	122
5. ZAKLJUČAK.....	126
6. LITERATURA.....	129
7. SAŽETAK.....	166
8. SUMMARY	168

9. PRILOZI.....	170
10. ŽIVOTOPIS.....	189

POPIS KRATICA

ABA	abscisinska kiselina	engl. <i>Ab</i> scisic <i>a</i> cid
ABS	apsorpcija	engl. <i>A</i> bsorption
ABS/RC	apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu	engl. <i>A</i> BSorption flux per active <i>R</i> eaction <i>C</i> entre
ADP	adenozin difosfat	engl. <i>A</i> denosine <i>D</i> i <i>P</i> hosphate
ANOVA	analiza varijance	engl. <i>A</i> nalysis <i>O</i> f <i>V</i> ariance
APX	askorbat peroksidaza	engl. <i>A</i> scorbate <i>P</i> ero <i>X</i> idase
ATP	adenozin trifosfat	engl. <i>A</i> denosine <i>T</i> ri <i>P</i> hosphate
BSA	albumin govedeg seruma	engl. <i>B</i> ovine <i>S</i> erum <i>A</i> lbumin
Car	karotenoidi	engl. <i>C</i> arotenoids
CAT	katalaza	engl. <i>C</i> A <i>T</i> alase
CBB	Coomassie briljant plavo	engl. <i>C</i> oomassie <i>B</i> rilliant <i>B</i> lue
Chl a	klorofil a	engl. <i>C</i> hlorophyll <i>a</i>
Chl b	klorofil b	engl. <i>C</i> hlorophyll <i>b</i>
Chl a/b	omjer klorofila a i b	engl. <i>C</i> hlorophyll <i>a/b</i> ratio
CS	ekscitirana površina	engl. <i>e</i> xcited <i>C</i> ross <i>S</i> ection
Cyt b₆f	citokrom b ₆ f	engl. <i>C</i> ytochrome <i>b</i> ₆ <i>f</i>
Cyt f	citokrom f	engl. <i>C</i> ytochrome <i>f</i>
DHAR	dehidroaskorbat reduktaza	engl. <i>D</i> e <i>H</i> ydro <i>A</i> scorbate <i>R</i> eductase
DI	rasipanje suvišne energije	engl. <i>D</i> issipation
DNA	deoksiribonukleinska kiselina	engl. <i>D</i> eoxyribo <i>n</i> ucleic <i>A</i> cid
DTT	ditiotreitol	
DW	masa suhe tvari	engl. <i>D</i> ry <i>W</i> eight
ET	prijenos elektrona	engl. <i>E</i> lectron <i>T</i> ransport
F_o	minimalni intenzitet fluorescencije	engl. <i>m</i> inimum <i>F</i> luorescence
Fd	feredoksin	engl. <i>F</i> erredoxin
F_m	maksimalni intenzitet fluorescencije	engl. <i>m</i> aximum <i>F</i> luorescence
F_v/F_m	maksimalni kvantni prinos fotosustava II	engl. <i>m</i> aximum quantum yield of <i>p</i> hotosystem <i>I</i> I
FNR	feredoksin-NADP ⁺ reduktaza	
FQR	feredoksin-kinon oksidoreduktaza	engl. <i>F</i> errodoxin <i>Q</i> uinone <i>R</i> eductase
FTR	feredoksin-tioredoxin reduktaza	engl. <i>F</i> erredoxin- <i>T</i> hioredoxin <i>R</i> eductase
F_v	varijabilna fluorescencija	engl. <i>v</i> ariable <i>F</i> luorescence
GPX	gvajakol peroksidaza	engl. <i>G</i> uaiacol <i>P</i> ero <i>X</i> idase
GR	glutation reduktaza	engl. <i>G</i> lutathione <i>R</i> eductase

GST	glutation S-transferaza	engl. <i>Glutathione S-Transferase</i>
IPCC		engl. <i>Intergovernmental Panel on Climatic Change</i>
LHC	kompleks za prikupljanje svjetlosti	engl. <i>Light Harvesting Complex</i>
LSD	najmanja značajna razlika	engl. <i>Least Significant Difference</i>
MDA	malondialdehid	
MDHAR	monodehidroaskorbat reduktaza	engl. <i>MonoDeHydroAscorbate Reductase</i>
MgHCO₃	magnezij hidrogen karbonat	engl. <i>Magnesium Hydrogen Carbonate</i>
NADPH	nikotinamid adenin dinukleotid fosfat	engl. <i>Nicotinamide Adenine Dinucleotide Phosphate</i>
NPQ	nefotokemijsko gašenje fluorescencije klorofila <i>a</i>	engl. <i>Non-Photochemical Quenching</i>
OEC	kompleks koji katalizira oksidaciju vode	engl. <i>Oxygen Evolving Complex</i>
OJIP	porast fluorescencije od O do P faze	
PC	plastocijanin	engl. <i>PlastoCyanin</i>
PCD	programirana stanična smrt	engl. <i>Programmed Cell Death</i>
PEA	analizator učinkovitosti fotosinteze	engl. <i>Plant Efficiency Analyzer</i>
Pheo	feofitin	engl. <i>Pheophytin</i>
PI_{ABS}	indeks fotosintetske učinkovitosti	engl. <i>Performance Index</i>
PEG	polietilen glikol	engl. <i>PolyEthylene Glycol</i>
PQ	plastokinon	engl. <i>PlastoQuinone</i>
PQH₂	plastohidrokinon	engl. <i>PlastoHydroQuinone</i>
PPFD	fotosintetska gustoća fotona	engl. <i>Photosynthetic Photon Flux Density</i>
PVK	poljski vodni kapacitet	
PS I	fotosustav I	engl. <i>PhotoSystem I</i>
PS II	fotosustav II	engl. <i>PhotoSystem II</i>
Q_A	vezani plastokinon	
Q_B	slabo vezani (mobilni) plastokinon	
qP	fotokemijsko gašenje fluorescencije Chl <i>a</i>	engl. <i>Photochemical quenching</i>
RC	reakcijsko središte	engl. <i>Reaction Center</i>
ROS	reaktivne kisikove jedinice	engl. <i>Reactive Oxygen Species</i>

rpm	okretaji u minuti	engl. <i>rounds per minute</i>
Rubisco	ribuloza-1,5-bifosfat karboksilaza/oksigenaza	engl. <i>RibUlose-1,5-BISphosphate Carboxylase/Oxygenase</i>
RuBP	ribuloza-1,5-bifosfat	engl. <i>Ribulose-1,5-BisPhosphate</i>
RWC	relativni sadržaj vode	engl. <i>Relative Water Content</i>
SDS	natrijev dodecil-sulfat	engl. <i>Sodium Dodecyl Sulfate</i>
SOD	superoksid dismutaza	engl. <i>SuperOxide Dismutase</i>
TBA	tiobarbiturna kiselina	engl. <i>ThioBarbituric Acid</i>
TBARS	supstance koje reagiraju s tiobarbiturnom kiselinom	engl. <i>ThioBarbituric Acid Reactive Substances</i>
TBST		engl. <i>Tris Buffer Saline Tween</i>
TCA	trikloroacetska kiselina	engl. <i>TriChloroacetic Acid</i>
Tris	Tris (hidroksimetil) aminometan	engl. <i>Tris (hydroxymethyl) aminomethane</i>
TRX	tioredoksin	engl. <i>ThioRedoXin</i>

1. UVOD

Proizvodnja soje (*Glycine max* L. Merr.) značajno se povećala u posljednjih 15 godina i danas je ona jedna od najvažnijih visoko isplativih kultura koje se uzgajaju diljem svijeta zbog visokog sadržaja proteina i ulja, korisnih fitokemikalija i mogućnosti proizvodnje biodizela (FAOSTAT, 2017). Zrno soje sadrži 18 – 24 % ulja i 35 – 50 % bjelanjčevina te se koristi u ishrani ljudi i životinja, ali i kao sirovina u industrijskoj proizvodnji (Vratarić i Sudarić, 2008). Osim što je izvor makronutrijenata soja sadrži značajnu količinu sekundarnih metabolita kao što su izoflavoni, saponini, fitolna kiselina, oligosaharidi i fitoestrogeni (Liener, 1994; Ososki i Kennelly, 2003; Sakai i Kogiso, 2008). Potrošnja jestivih proizvoda od soje povećava se na globalnoj razini zbog dokazanih blagotvornih učinaka na ljudsko zdravlje koji uključuju snižavanje kolesterola, prevenciju raka, dijabetesa i pretilosti te bolesti probavnog sustava i bubrega (Friedman i Brandon, 2001).

Više od 97 % svjetske proizvodnje soje odvija se u pet država (SAD, Brazil, Argentina, Kina i Indija), s tim da od ukupno 334 milijuna tona soje proizvedene u svijetu 2016. godine, 272 milijuna otpada na američke, a 25 milijuna na azijske države. U Republici Hrvatskoj soja se uzgaja na više od 85 tisuća hektara s ukupnom proizvodnjom zrna od 207 tisuća tona od čega se većina koristi za proizvodnju stočne hrane (FAOSTAT, 2017).

Nedostatak vode i visoke temperature u kritičnim fazama razvoja soje sve su češći problem pri uzgoju ove uljarice u Republici Hrvatskoj, ali i u svijetu. Istraživanja u poljskim, ali i u kontroliranim uvjetima pokazuju da stres suše, ovisno o lokaciji i vremenu, uzrokuje značajno smanjenje u prinosu sjemena soje (24 – 50 %) (Frederick i sur., 2001; Sadeghipour i Abbasi, 2012) s tim da u razdoblju od nicanja do cvatnje, soja može izdržati kratkotrajna razdoblja suše bez većih posljedica na prinos, a najveće smanjenje prinosa, izazvano nedostatkom vode u tlu, utvrđeno je u zadnjoj fazi razvoja mahuna i tijekom cijele faze nalijevanja sjemena (Vratarić i Sudarić, 2008).

Globalne klimatske promjene predstavljaju poseban izazov u proizvodnji visoko kvalitetne hrane te povećavaju potražnju za novim tipovima usjeva koji moraju udovoljavati kriteriju visoke produktivnosti (Tester i Langridge, 2010). Autori IPCC-a (engl. *Intergovernmental Panel on Climatic Change*, 2007), su opsežnim istraživanjem globalnih klimatskih promjena procijenili da se temperatura u 20. stoljeću povećala za 0,74 °C te postojano raste. Simulacijski modeli također predviđaju da se prosječno povećanje temperature od 2,5 do 5,4 °C na području Europske Unije može očekivati do kraja 2100. godine u kombinaciji sa smanjenjem od 0,3 do 1,5 % u prosječnom prinosu usjeva na globalnoj razini (Iglesias i sur., 2011; Ciscar, 2012).

Sušu definiramo kao jedan od najštetnijih abiotskih stresova koji imaju utjecaj na modernu poljoprivrednu proizvodnju (Zhang i sur., 2006) jer uzrokuje vodni stres usjeva i na taj način postaje ograničavajući čimbenik rasta i produktivnosti biljke (Rampino i sur., 2006). Poljoprivredni vodni deficit nastaje u slučaju nedovoljne količine oborina i sadržaja vode u tlu tijekom vegetacijske sezone neophodnih za visok prinos usjeva (Sekhon i sur., 2010; Vadez i sur., 2012). Projekcije pokazuju povećanje količine kiše po kišnom danu, ali u isto vrijeme smanjenje broja kišnih dana što dovodi do povećanog rizika za pojavu suše. Zbog toga u uvjetima opskrbe vodom isključivo putem oborina nedostatak vode predstavlja jedan od najraširenijih čimbenika ograničenja proizvodnje usjeva (Trenberth, 2011; Lipiec i sur., 2013).

Nedostatak dovoljnih količina vode koji vodi do stresa suše je uobičajena pojava u područjima s neredovitim padalinama i lošim sustavom navodnjavanja (Wang i sur., 2005), a većina kultiviranih usjeva je razmjerno osjetljiva čak i na blage oblike stresa suše dok kombinirani zajednički utjecaj stresa suše i visokih temperatura na prinos mnogih kultura djeluje puno snažnije nego utjecaj pojedinačnog stresa (Rollins i sur., 2013).

Suša uzrokuje različite promjene u metabolizmu stanice biljke koje se nakon određenog vremena manifestiraju fiziološkim promjenama u rastu, razvoju i funkcijama organizma. Primarni učinak stresa uzrokovanog nedostatkom vode je zatvaranje puči što za posljedicu ima smanjenje koncentracije CO₂ čak i prije nego je to vidljivo u relativnom sadržaju vode u listu (Davies i Zang, 1991). Nedovoljne količine CO₂ remete proces fotosinteze i sinteze ugljikohidrata pri čemu dolazi do oksidativnog stresa koji potom uzrokuje smanjenje koncentracije fotosintetskih pigmenata u listu (klorofila *a* i *b*, karotenoida) i oštećenje nezasićenih masnih kiselina u biološkim membranama od strane reaktivnih kisikovih jedinki (engl. *reactive oxygen species* - ROS) (Biswal i sur., 2008; Yordanov i sur., 2000; Pareek i sur., 2010). Sve navedeno u konačnici limitira fotosintetsku učinkovitost cijele biljke.

S obzirom na to da je tolerancija na stres suše glavni cilj mnogih istraživanja i oplemenjivačkih programa potrebni su učinkoviti i pouzdani alati i metode korisni u potrazi za informacijama o utjecaju stresa suše i visokih temperatura na biljku. Tehnike bazirane na mjerenju fluorescencije klorofila *a* pripadaju od nedavno u osnove istraživanja biljnog stresa (Brestic i Zivcak, 2013).

Fluorescencija klorofila *a* je neinvazivna metoda koja omogućava istraživanje fotosinteze lista u prirodnim uvjetima. Kao relativno brza i jednostavna metoda postala je najčešće korištena analiza kojom možemo dobiti uvid u sposobnost biljke da tolerira stresne okolišne uvjete kao i informacije o opsegu oštećenja

fotosintetskog aparata (Strasser i sur., 2004). Dosadašnja istraživanja daju zaključiti da se fluorescencija klorofila *a* može koristiti kao metoda detekcije genotipova tolerantnih ili osjetljivih na sušu na razini fotosustava II (Gouth i sur. 2009; da Graca i sur., 2010). Zbog toga je ova metoda često korištena za praćenje promjena u fotosintetskom aparatu pomoću parametara koji opisuju apsorpciju fotona, hvatanje ekscitona, prijenos elektrona te rasipanje svjetlosne energije u stresnim, ali i za biljku optimalnim uvjetima sredine (Strasser i sur., 2004).

1.1. Pregled dosadašnjih istraživanja

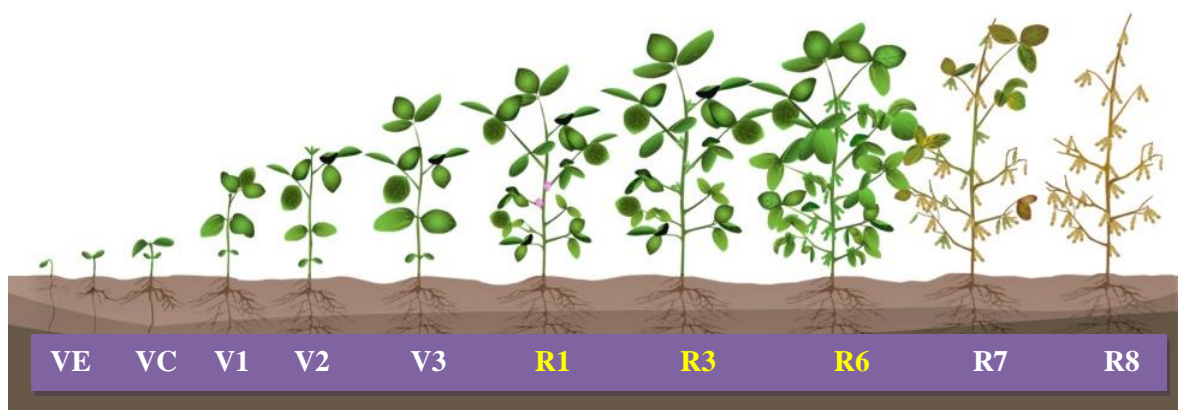
1.1.1. Botanička klasifikacija i razvojne faze soje (*Glycine max* (L.) Merr)

Soja (*Glycine max* (L.) Merr) pripada porodici leguminoza (*Leguminosae*), podporodici *Papilionaceae* (*Fabaceae*), plemenu *Phaseoleae*, podplemenu *Phaseolinae* (*Glycininae*) i rodu *Glycine* L. (prema Gazzoni, 1994., cit. Vratarić i Sudarić, 2008). Rod *Glycine* Willd. podijeljen je u dva podroda: *Glycine* i *Soja*. Podrod *Soja* (Moench) F.J. Herm. uključuje kultiviranu soju *Glycine max* (L.) Merr. i divlju soju *Glycine soja* Sieb. Zucc. Obje vrste su jednogodišnje biljke, imaju diploidni broj kromosoma ($2n = 40$) i mogu se međusobno križati. *Glycine soja* je divlji predak *Glycine max* i raste kao divlja vrsta u Kini, Japanu, Koreji, Tajvanu i Rusiji (Singh i sur., 1993).

Soja je samooplodna kultura vrlo prilagodljiva različitim uzgojnim sistemima s vegetacijskim ciklusom koji se kreće od 70 do 140 dana ovisno o kultivaru i vremenskim uvjetima. Zbog širokog areala rasprostranjenosti i velikog raspona u trajanju vegetativnog ciklusa uvedene su grupe zriobe. Ovaj sistem dijeli kultivare u 13 grupa prema dužini trajanja vegetacijskog ciklusa od 000 grupe, koja predstavlja najranije kultivare dužine vegetacije od 70 do 90 dana, do desete (X) grupe kojoj pripadaju kultivari dužine vegetacije od 120 do 140 dana (FAO, 2012).

Prema klasifikaciji autora Fehr i Caviness (1977) (Slika 1) razvojne faze soje se dijele na vegetativne (V) i reproduktivne (R), a razina osjetljivosti biljke na vanjske uvjete varira ovisno o fazi razvoja u kojoj se ona nalazi.

Potrebe biljaka soje za vodom kreću se od 450 do 700 mm po vegetacijskom periodu (Dogan i sur., 2007), a sjeme mora apsorbirati količinu vode višu od 50 % svoje mase kako bi moglo proklijati. Početkom cvatnje soje (R₁) rastu i potrebe biljke za vodom koje se povećavaju kroz faze oplodnje, zametanja mahuna (R₃) i nalijevanja sjemena (R₆). Od početka cvatnje do kraja nalijevanja sjemena usjev troši od 60 % do 90 % od ukupne potrebne količine vode što se vremenski podudara s najkritičnijim razdobljem potrebe biljaka za vodom od početka srpnja do kraja kolovoza (Foroud i sur., 1993; Vratarić i Sudarić, 2008).



Slika 1. Razvojne faze soje prema Fehr i Caviness (1977), (Izvor: Iowa State University, 1999.).

1.1.2. Rast i razvoj biljaka u uvjetima suše

Promjenjivi vremenski uvjeti imaju najveći utjecaj na biljke zbog njihovog sesilnog načina života te su one kontinuirano podložne potencijalnim čimbenicima stresa koji, uslijed produženog djelovanja na biljke, ugrožavaju njihov opstanak (Claeys i Inze, 2013). Uvjete okoline, tvari i organizme koji negativno utječu na rast, razvoj i metabolizam biljke smatramo stresnim čimbenicima koji mogu biti klasificirani kao biotski ili abiotski (Boyer, 1982; Lichtenthaler, 1996). Biotski stres najčešće uzrokuju patogeni mikroorganizmi i nepoželjni insekti ili biljke dok se abiotski stresni čimbenici pojavljuju zbog ekstremnih fizikalnih, kemijskih i okolišnih uvjeta kao što su zaslanjenost tla, UV radijacija, suša, teški metali, temperaturni ekstremi, nedostatak hraniva, zagađenje zraka, herbicidi itd. (Gill i Tuteja, 2010).

Zbog toga je razvoj i rast većine poljoprivrednih kultura konstantno pod utjecajem okolišnih čimbenika kao i različitih abiotskih stresova koji predstavljaju značajne reduktore poljoprivredne proizvodnje u svijetu (Dennis i Bruening, 2000).

Suša je jedan od abiotskih čimbenika koji izazivaju stres kod biljaka. Postoje tri uobičajene definicije suše: meteorološka, hidrološka i poljoprivredna suša (Whitmore, 2000). Meteorološka suša definirana je kao produljen period vremena u kojem je količina oborina značajno manja od prosjeka i pojavljuje se kada je količina dostupne vode u tlu smanjena, a u isto vrijeme atmosferski uvjeti uzrokuju kontinuiran gubitak vode transpiracijom ili evapotranspiracijom. Stres uzrokovan nedostatkom vode u tlu znači da je nastala prekomjerna transpiracija koja prelazi količinu vode dostupne korijenu biljke.

Hidrološka suša se pojavljuje kada se rezerve vode na i ispod površine zemlje (jezera, podzemne rezerve vode, akumulacije) smanje ispod prosjeka uslijed nedostatka oborina ili prekomjerne potrošnje vode od strane ljudi.

Poljoprivredna suša pojavljuje se kada rezerve vode (oborine i zalihe vode u tlu) nisu u mogućnosti podržati proizvodnju usjeva, ograničavaju ekspresiju punog genetskog potencijala biljke te uzrokuju smanjenje u prinosu (Jaleel i sur., 2009). Na osnovu vremena pojave suše i faze razvoja usjeva, poljoprivrednu sušu dijelimo na sušu početkom sezone, sredinom sezone, s prekidima i kasno u sezoni (terminalna suša). Terminalna i suša s prekidima su vrste suše koje najčešće pogađaju proizvodnju leguminoznih kultura (Whitmore, 2000).

Biljke prepoznaju i odgovaraju na stres na staničnoj razini, ali i na razini cijelog organizma pa tako reakcija na stres započinje percepcijom signala i vezanjem signalnih molekula za receptore membrana koji zatim aktiviraju cijeli niz intracelularnih signalnih reakcija koje prenose informacije o stresu kroz stanicu. Nakon toga dolazi do ekspresije određenih gena, sinteze proteina stresa, specifičnog metaboličkog odgovora stanice, a kao rezultat nastaje određena fiziološka reakcija biljke (Mantri i sur., 2012; Vukadinović i sur., 2014).

Neke od fizioloških reakcija biljke koje uzrokuje stres suše su smanjenje relativnog sadržaja vode u listu, smanjenje vodnog potencijala lista i gubitak turgora te zatvaranje puči što u konačnici može dovesti do smanjenja fotosintetske aktivnosti, stvaranja toksičnih metabolita te smrti biljke (Ahuja i sur., 2010). Zatvaranje puči je najraniji odgovor na stres uzrokovan nedostatkom vode u uvjetima blage do umjerene suše. Promjene stanja puči su više povezane s vodnim statusom tla nego sa sadržajem vode u listu što sugerira da puči reagiraju na „nehidraulične“ kemijske signale (Yordanov, 2003). Ove signale čini apscizinska kiselina (ABA) sintetizirana u korijenu biljke, ali i u lisnim stanicama (Wilkinson i Davies, 2002), kao odgovor na sušenje tla pa se tako puči zatvaraju kao odgovor na sušu prije bilo kakve mjerljive promjene u vodnom potencijalu i/ili sadržaju vode u listu (Davies i Zang, 1991; Hamilton i sur., 2000).

Intenzivna suša i dugotrajna dehidracija u C₃ biljkama (kojima pripada i soja) progresivno smanjuje metaboličke procese u biljci (Chaves, 1991; Hura i sur., 2007). Na taj način je inhibirana asimilacija CO₂ i ograničena funkcija puči što posredno ograničava fotosintezu i može utjecati na smanjenje količine asimilata dostupnih plodonosnim organima biljke (Kim i sur., 2000; Flexas i sur., 2004; Chaves i sur., 2009).

Postoje različiti mehanizmi prilagodbe biljke na stres suše, ali ih dosta autora svrstava u tri glavne kategorije: ranozrelost, izbjegavanje stresa suše i tolerancija na stres suše (Blum, 2005; Vadez i sur., 2011; Lawlor, 2013). Genotipovi kultiviranog bilja koji posjeduju svojstvo ranozrelosti uz pomoć pojačane metaboličke aktivnosti i

ubrzanog rasta završe životni ciklus (cvatnja, formiranje mahuna, nalijevanje sjemena i zrioba) prije nego što nastupi razdoblje intenzivne suše (McKay i sur., 2003; Beebe i sur., 2010). U područjima s vrlo kratkim razdobljem oborina ili predviđenom terminalnom sušom ranozreli genotipovi daju puno bolje rezultate, iako je njihov prinos zbog skraćenih faza razvoja uvijek nešto niži u odnosu na kasnije varijetete (Siddique i sur., 2001; Turner i sur., 2001).

Izbjegavanje stresa suše definiramo kao sposobnost biljke da održi visoki sadržaj i potencijal vode u tkivu u uvjetima nedostatka vode. Strategije izbjegavanja stresa suše uključuju mehanizme koji reguliraju balans usvajanja i gubitka vode. Usvajanje vode poboljšava (i) akumulacija otopljenih tvari kako bi se smanjio vodni potencijal tkiva, (ii) povećanje dubine korijena ili povećanje gustoće i hidraulične provodljivosti korijena, (iii) smanjenje gubitka vode uz pomoć zatvaranja puči i minimiziranjem ekspanzije lisne površine, (iv) usporen rast nadzemne mase i (v) ubrzana senescenciju lista (Manavalan i sur., 2009; Claeys i Inze, 2013).

Tolerancija na stres suše koja se još naziva i tolerancija na dehidraciju definirana je kao sposobnost biljke da se odupre smanjenju sadržaja vode i vodnog potencijala u stanci i u tu svrhu su biljke razvile jedinstvene i sofisticirane mehanizme koji se sastoje od fizioloških, biokemijskih, molekularnih i genetskih promjena (Madhava Rao, 2006; Redondo-Gomez, 2013).

Mehanizmi tolerancije na stres suše usmjereni su na zaštitu biljke od stanične degradacije kada stres traje duži vremenski period i mehanizmi za izbjegavanje stresa više nisu dovoljni. Ti mehanizmi uključuju osmotsku regulaciju i detoksikaciju reaktivnih kisikovih jedinki (ROS) (Claeys i Inze, 2013). U uvjetima smanjenog vodnog potencijala u listu osmotska regulacija omogućava smanjenje osmotskog potencijala u stanici uslijed aktivne akumulacije organskih i anorganskih osmolita (osmoprotektanata) te omogućuje da se procesi koji ovise o turgoru nastave do neke mjere i u stresnim uvjetima. Glavnu ulogu u osmoregulaciji u višim biljkama imaju organski osmoliti u koje ubrajamo one koji sadrže dušik (prolin, betain, poliamini i dr.) i ugljikohidratne osmolite poput šećernih alkohola (manitol, sorbitol), monosaharida (glukoza, fruktoza), polisaharida i oligosaharida (saharoza, trehaloza) (Jongdee i sur., 2002; Amede i Schubert, 2003; Kereša i sur., 2008).

Genotipovi koji posjeduju sposobnost održavanja turgora lista u stresnim uvjetima, imati će fiziološku prednost s obzirom na to da ova sposobnost omogućuje procesima ovisnima o turgoru, kao što su rast i aktivnost puči te zaštita i održavanje fotosintetskog kompleksa, da se nesmetano odvijaju (Mullan i Pietragalla, 2012). Takve adaptacije odgađaju oštećenja u metabolizmu i senescenciju lista te poboljšavaju prijenos asimilata do zrna (Leport i sur., 1999).

S obzirom na to da negativni učinci ovise o trajanju i intenzitetu suše kao i biljnoj vrsti, razumijevanje mehanizama pomoću kojih biljke na njih odgovaraju može

igrati bitnu ulogu u stabiliziranju konačnog prinosa usjeva pod utjecajem stresnih uvjeta (Lawlor i Cornic, 2002; Galmés i sur., 2007).

1.1.2.1. Fotosintetska učinkovitost biljaka u uvjetima suše

Razumijevanje biokemijskih, biofizikalnih i fizioloških osnova poremećaja procesa fotosinteze u biljkama pod utjecajem nedostatka vode postaje glavni interes u cilju poboljšanja odgovora biljke na okolišne stresove (Brestic i Zivcak, 2013).

Fotosinteza je zajedno sa rastom stanice jedan od primarnih procesa na koje stres suše ima utjecaj (Chaves, 1991). Utjecaj može biti direktan, pri čemu dolazi do smanjenja dostupnosti CO₂ (Flexas i sur., 2004) i promjena u metabolizmu fotosinteze (Lawlor i Cornic, 2002) ili se mogu pojaviti sekundarni utjecaji, točnije oksidativni stres koji je najprisutniji u uvjetima kombiniranog djelovanja više vrsta stresa i koji može ozbiljno utjecati na fotosintetski mehanizam lista (Ort i Baker, 2002).

Reaktivne kisikove jedinice („reactive oxygen substances“, ROS) i reaktivne dušikove jedinice („reactive nitrogen substances“, RNS) su pojmovi koji opisuju slobodne radikale i čestice koje nisu slobodni radikali, a također imaju oksidativno djelovanje. ROS se odnose na jedinice sa oksidativnim djelovanjem nastale od O₂, dok su radikali jedinice koje sadrže barem jedan nespareni elektron. Veći dio struktura u sastavu ROS-a su slobodni radikali, a čine ih superoksidni anion ili superoksid (O₂^{•-}), hidroksilni radikal (HO[•]), peroksilni radikal (RO₂[•]), alkoksilni radikal (RO[•]) i hidroksilni radikal (OH[•]). Reaktivne kisikove jedinice koje nisu slobodni radikali su vodikov peroksid (H₂O₂), hipokloritna kiselina (HOCl), ozon (O₃) i jednostavni singletni kisik (¹O₂). Navedene strukture mogu lako i brzo prijeći u reaktivne radikale kisika.

Oksidativni stres uzrokuju reaktivne kisikove jedinice (engl. *reactive oxygen species* - ROS) u koje ubrajamo slobodne radikale i molekule koje nisu slobodni radikali, ali imaju oksidativno djelovanje. ROS-evi uključuju slobodne radikale: superoksidni anion ili superoksid (O₂^{•-}), hidroksilni radikal (OH[•]), peroksilni radikal (RO₂[•]) perhidroksilni radikal (HOO[•]), alkoksi radikal (RO[•]), i ne radikalne (molekularne) forme: vodikov peroksid (H₂O₂), hipokloritna kiselina (HOCl), ozon (O₃) i singlet kisika (¹O₂) (Noctor i Foyer 1998; Mohammadkhani i Heidari, 2007). Kloroplasti sadrže relativno visoku koncentraciju kisika i zbog toga su posebno pogođeni slobodnim radikalima koji nastaju redukcijom kisika elektronima koji prolaze kroz fotosistem. Poznato je da biljke aktivno proizvode reaktivne kisikove jedinice koje prvenstveno imaju signalnu ulogu u različitim fiziološkim procesima kao što su rast i razvoj stanice, programirana stanična smrt (engl. *programmed cell death* - PCD),

odgovor na biotski i abiotski stres te obrana od patogena, stoga je razina stresa uzrokovana ROS-ovima značajno povezana s ravnotežom između produkcije ROS-ova i njihovog uklanjanja od strane antioksidativnih enzima (Gill i Tuteja, 2010). Ta ravnoteža se pod utjecajem različitih biotskih i abiotskih stresnih čimbenika poremeti što vodi do njihovog iznenadnog povećanja, a prekomjerno proizvedeni ROS napada stanične komponente, uključujući nukleinske kiseline, proteine i lipide što na kraju dovodi do stanične smrti (Mittler, 2002).

Brojna istraživanja provedena *in vivo* pokazala su da ROS-ovi uzrokuju oksidaciju lipidne membrane (Aurora i sur., 2002), dovode do oštećenja fotosintetskih pigmenata te općenito smanjuju sadržaj klorofila u listu (Huseynova i sur., 2009), uzrokuju značajna oštećenja kompleksa za oksidaciju vode (OEC) (Subrahmanyam i sur., 2006; Kawakami i sur., 2009) kao i degradaciju polipeptida D1 (Zlatev, 2009). Sve ove promjene vode do inaktivacije reakcijskog središta i smanjenja učinkovitosti fotosustava II (Liu i sur., 2010; Zhang i sur., 2011) kao i fotosintetskog proteina Rubisco (Reddy i sur., 2004) što u konačnici rezultira inhibicijom fotosinteze i redukcijom u prinosu (Gill i Tuteya, 2010; Anjum i sur. 2011a; Zoz i sur., 2013).

Peroksidacija lipida se smatra najštetnijim procesom u svakom živom organizmu te se oštećenja membrane uzimaju kao jedinstven parametar u determinaciji razine destrukcije lipida pod utjecajem različitih sresora. Oštećenja masnih kiselina u staničnoj membrani dovode do stvaranja malih molekula ugljikovodika kao što su ketoni, malondialdehid (MDA) i njima srodni spojevi (Hong i sur., 2000; Cunhua i sur., 2010; Garg i Manchanda, 2009). Neki od tih spojeva reagiraju sa tiobarbiturnom kiselinom (engl. *thiobarbituric acid* - TBA) i formiraju obojane produkte zvane supstance koje reagiraju s tiobarbiturnom kiselinom (engl. *thiobarbituric acid reactive substances* - TBARS) (Heath i Packer, 1968). MDA je konačni i glavni citotoksični proizvod lipidne peroksidacije i pouzdan znak oštećenja stanične membrane (Azooz i sur., 2009). Akumulira se u biljnim stanicama pod utjecajem stresa suše što je zabilježeno kod soje (Zhang i sur. 2007) kao i kod mnogih drugih biljnih vrsta (Mirzaee i sur., 2013; Jaafar i sur., 2012; Cvikrová i sur., 2013).

Stres suše ne samo da uzrokuje degradaciju tilakoidne membrane nego također vodi i do značajnog oštećenja fotosintetskih pigmenata (Huseynova i sur., 2009; Anjum i sur., 2011b). Ipak, neka istraživanja pokazuju pojačanu akumulaciju klorofila u uvjetima nedostatka vode (Estill i sur., 1991; Hamada i Al-Hakimi, 2001; Pirzad i sur., 2011). Ashraf i Karim (1991) su u svom istraživanju pokazali povećanje klorofila u nekim kultivarima mungo graha (*Vigna mungo*) i smanjenje u drugim pod utjecajem nedostatka vode. Objasnili su da je razlog tome varijacija u sintezi klorofila između različitih kultivara uz posredstvo promjena u aktivaciji specifičnih enzima uključenih u biosintezu klorofila.

Pod utjecajem suše dolazi i do promjene omjera klorofila *a* i *b* (Chl *a/b*) (Jaleel i sur., 2009; Jain i sur., 2010) pa su tako Ashraf i sur. (1994) na pšenici zabilježili blagi porast u omjeru Chl *a/b* u kultivarima tolerantnim na sušu i značajno smanjenje u osjetljivim kultivarima, a Ashraf i Mehmood (1990) su primjetili smanjenje u omjeru Chl *a/b* u tri od četiri *Brassica* vrste u uvjetima nedostatka vode. Ove razlike mogu biti uzrokovane razlikom u sadržaju fotosintetskih sustava tj. pri manjem omjeru fotosustava II (PSII) u odnosu na fotosustav I (PSI) (Estill i sur., 1991).

Opseg oštećenja fotosintetskih pigmenata ovisi o vrsti, varijetetu/genotipu, trajanju i izloženosti stresu te toleranciji na stres. Redukcija fotosintetskih pigmenata, bilo kroz poremećaj u biosintezi ili zbog degradacije pigmenata može dovesti do poremećaja u prijenosu elektrona i smanjenog intenziteta fotosinteze u većini biljnih vrsta (Ashraf i Harris, 2013).

Više biljke su razvile razne antioksidativne zaštitne mehanizme protiv oštećenja staničnih komponenti uzrokovanih ROS-evima. Komponente tih mehanizama mogu biti enzimske: superoksid dismutaza (engl. *superoxide dismutase* – SOD); katalaza (engl. *catalase* – CAT); askorbat peroksidaza (engl. *ascorbate peroxidase* – APX); glutation reduktaza (engl. *glutathione reductase* – GR); monodehidroaskorbat reduktaza (engl. *monodehydroascorbate reductase* – MDHAR); dehidroaskorbat reduktaza (engl. *dehydroascorbate reductase* – DHAR); glutation peroksidaza (engl. *glutathione peroxidase* – GPX); gvajakol peroksidaza (engl. *guaiacol peroxidase* – GPX) i glutation S-transferaza (engl. *glutathione S-transferase* – GST) i neenzimatske: askorbinska kiselina, glutation, α -tokoferol, fenoli, flavonoidi, karotenoidi, antocijani, glukoza, likopen, alkaloidi i dr. (Gill i Tuteja, 2010; Huang i sur., 2010).

Istraživanja potvrđuju da su aktivnosti antioksidativnih enzima u korelaciji s tolerancijom biljaka na abiotski stres. Srivalli i sur. (2003) su demonstrirali korelaciju između aktivnosti antioksidativnih enzima i stresa suše usporedbom tolerantnog s osjetljivim kultivarom riže, a Masoumi i sur. (2010) su utvrdili povećanu aktivnost antioksidativnih enzima SOD, CAT i GPX u pet genotipova soje pod utjecajem stresa suše. Testirani genotipovi su imali različitu razinu aktivnosti antioksidativnih enzima, koji su bili i u pozitivnoj korelaciji s prinosom zrna.

1.1.2.2. Razvojne faze i komponente prinosa soje u uvjetima suše

Stres suše smanjuje prinos soje smanjujući ukupnu vrijednost komponenti prinosa, a faza razvoja i trajanje stresa bitni su za stupanj utjecaja na sam rast i konačni prinos zrna soje (Kobraei i sur., 2011). U komponente prinosa zrna soje ubrajamo svojstva: visina biljke, broj etaža po biljci, broj mahuna po biljci, broj zrna

po biljci, masa zrna po biljci, masa 1000 zrna i žetveni indeks (Vratarić i Sudarić, 2008).

Nedostatak vode u vegetativnoj fazi rasta biljke smanjuje učinkovitost procesa fotosinteze, lisnu površinu i ukupnu masu cijele biljke, a nakon prestanka stresnih uvjeta biljka se do određene mjere može oporaviti od utjecaja stresa. S druge strane, stres suše u reproduktivnoj fazi biljke uzrokuje abortiranje cvjetova, negativno utječe na reproduktivnu učinkovitost, razvoj sjemena i mladih mahuna s tim da u ovoj fazi razvoja biljke najčešće nemaju priliku oporavka što rezultira ozbiljnim gubitkom u konačnom prinosu soje (Bhatia i Jumrani, 2016; Jumrani i sur., 2017).

Visina biljke je kvantitativno svojstvo koje značajno varira ovisno o genotipu i uvjetima uzgoja. Optimalna visina stabljike u našim uvjetima uzgoja je između 90 i 110 cm, a viši genotipovi nisu poželjni zbog polijeganja (Vratarić i Sudarić, 2008). Visoke je nasljednosti tako da selekcija na ovo svojstvo može započeti već u ranim generacijama (Sudarić i sur., 1997; Taware, 1993), a prema istraživanjima, izravnom selekcijom na ovo svojstvo posredno utječemo na promjenu vrijednosti broja plodnih etaža, broja i mase zrna i broja mahuna po biljci kao i prinos zrna i količinu bjelančevina u zrnu (Taware, 1993).

Među vegetativnim pokazateljima rasta na stres suše najosjetljivije su visina biljke i dužina internodija. Pojava suše tijekom vegetativnog rasta, odnosno do R5 faze, smanjuje visinu stabljike, a time i dubinu korijena (međusobno ovisna svojstva) što umanjuje budući potencijal biljke za usvajanje vode (Desclaux i sur., 2000).

Broj plodnih etaža na biljci soje određen je nasljednom osnovom za visinu biljke i dužinu internodija. Ovo svojstvo također ima visoku heritabilnost, što znači da kao izvor varijacije genotip ima veći utjecaj na varijabilnost svojstva, iako je utjecaj okoline također značajan, te se selekcija na ovo svojstvo može obavljati u ranim generacijama (Vratarić i Sudarić, 2008). Stres suše smanjuje broj plodnih etaža što je rezultat redukcije ukupne visine glavne stabljike i smanjenog broja nodija. Dužina internodija je parametar koji se također koristi u procjeni stresa suše, pri čemu samo oni internodiji koji su formirani za vrijeme suše pokazuju redukciju u dužini (Desclaux i sur., 2000).

Broj mahuna po biljci je kvantitativno svojstvo direktno ovisno o uspješnoj oplodnji cvjetova i zametanju mahuna te je poznato da uslijed dužeg reproduktivnog razdoblja i većeg broj reproduktivnih etaža kultivari indeterminiranog tipa rasta u pravilu imaju veći broj mahuna po biljci od kultivara determiniranog tipa (Vratarić i Sudarić, 2008). Broj zrna po biljci ovisi o broju mahuna po biljci i broju zrna u mahuni te je najvažnija komponenta prinosa zrna soje (Borrás i sur., 2004). Uvjetovan je utjecajem genotipa i agroekoloških uvjeta tijekom vegetacije soje, te kao i na ostale komponente prinosa, nedovoljna količina vlage u tlu i smanjena

relativna vlaga zraka negativno utječu na ovo svojstvo. Zbog jake korelacije ovog svojstva s prinosom zrna moguća je neizravna selekcija na svojstvo broja zrna u svrhu povećanja prinosa soje (Vratarić i Sudarić, 2008).

Nedostatak vode u vegetativnoj i ranoj reproduktivnoj fazi razvoja soje najčešće smanjuje prinos na način da reducira broj zrna po jedinici površine dok stres suše u fazi nalijevanja sjemena smanjuje veličinu i masu sjemenki (Egli i sur., 1983; Vieira i sur., 1992). Ovo su potvrdili i Mimi i sur. (2016) koji su otkrili da stres izazvan nedostatkom vode smanjuje broj mahuna i broj zrna po biljci s tim da je stres suše najveći utjecaj imao u R₁ fazi razvoja (Fehr i Caviness, 1977) s prosječnim smanjenjem u broju mahuna po biljci od 35 % i brojem zrna u mahuni od 16 %. Slične rezultate dobili su i Karam i sur. (2005) što pokazuje da nedostatak vode u fazi cvatnje može imati značajan utjecaj na prinos.

Masa zrna po biljci je svojstvo čija je vrijednost određena genetskom osnovom, a na varijabilnost svojstva unutar genotipa utječu agroekološki uvjeti uzgoja. Heritabilnost mase zrna je vrlo visoka te je u visokoj korelaciji s prinosom zrna, a direktnom selekcijom na ovo svojstvo moguće je utjecati na povećanje prinosa zrna (Vratarić i Sudarić, 2008).

Prethodne studije pokazale su da stres uzrokovan nedostatkom vode vodi do smanjenja od 24 do 50 % u prinosu zrna soje (Frederick i sur., 2001; Sadeghipour i Abbasi, 2012). He i sur. (2017) su testirajući četiri genotipa soje u različitim uvjetima zasićenosti tla fosforom i nedostatka vode otkrili da je stres suše smanjio prinos zrna za 60 %, broj mahuna za 46 % i broj zrna za 58 % u odnosu na kontrolu.

Kao i broj zrna, masa zrna po biljci se smanjuje ako se suša pojavi u ranoj fazi reproduktivnog razvoja kao rezultat smanjenog obima cvatnje i zametanja mahuna, ali i u kasnijim fazama razvoja, jer negativno utječe na formiranje mahuna i nalijevanje sjemena (Manavalan i sur., 2009).

Trajanje faze nalijevanja sjemena (R₆) je genetski određeno svojstvo osjetljivo na nedostatak vode (Meckel i sur., 1984) i stoga suša u ovoj fazi može utjecati na brzinu rasta sjemena smanjujući fotosintezu i, posljedično, opskrbu asimilata dostupnih zrnu, što na kraju utječe na masu zrna (Westgate i Peterson 1993). Bredan i Egli, (2003) su od početka R₆ faze razvoja do zriobe izložili biljke soje kontinuiranom stresu suše što je rezultiralo skraćenom fazom nalijevanja sjemena i smanjenom veličinom zrna (do 32 %) te nižim prinosom (do 44 %).

Žetveni indeks definiramo kao odnos prinosa zrna i ukupne zrakosuhe mase zrele biljke (Donald i Hamblin, 1976; Sinclair, 1998). Vrijednosti ovog svojstva variraju ovisno o genotipu pri čemu rani genotipovi najčešće imaju veći žetveni indeks od kasnijih genotipova dok varijacije unutar genotipa ovise o klimatskim uvjetima uzgoja (Bhardway i Bhagsari, 1991).

Žetveni indeks kultivara soje tijekom vegetativnog i generativnog razvoja biljaka pokazao se kao stabilno svojstvo neovisno o gustoći sklopa (Wilcox, 1974), broju biljaka po humku (Buzzell i Buttery, 1977) i datumu sjetve (Johnson i Major, 1979). S druge strane istraživanje Mimi i sur. (2016) otkrilo je smanjenje žetvenog indeksa u uvjetima nedostatka vode u svim testiranim genotipovima soje s tim da je smanjenje bilo veće kada su biljke podvrgnute suši u R1 fazi u odnosu na R4 fazu razvoja. Slične rezultate dobili su i autori Jumrani i Bhatia (2018) koji su primjenom stresa suše i visokih temperatura u vegetativnom i reproduktivnom stadiju razvoja izazvali značajan pad vrijednosti žetvenog indeksa kod oba testirana kultivara soje u usporedbi s kontrolnim biljkama.

Stres suše je kompliciran agronomski problem uvjetovan ne samo nedostatkom oborina nego i evapotranspiracijom te dubinom korijena biljke kao i količinom oborina koja ostaje u zoni korijena (Loomis i Connor, 1992). Ostali faktori koji također utječu na pojavu stresa suše su: sistem obrade tla (konvencionalni ili konzervacijski), genetske osobine biljke (karakteristike korijena, kontrola puči, refleksija listova, osmotske prilagodbe, orijentacija i veličina lista), klimatski faktori (relativna vlaga zraka, temperatura i vjetar) te kemijske i fizikalne karakteristike tla (Board i Kahlon, 2011).

Biljci dostupna voda definirana je kao sadržaj vode u tlu između poljskog vodnog kapaciteta (PVK - maksimalna količina vode koju tlo zadržava nakon prirodnog ocjeđivanja) i točke venuća. Navodnjavanje u svrhu izbjegavanja stresa suše najčešće se preporučuje kada sadržaj vode dostupan biljci padne ispod 50 % PVK, tj. vodni potencijal tla iznosi -0,05 do -0,06 MPa za glinastu ilovaču (Stewart i Howell, 2003). Smanjenje fotosinteze ne događa se dok vodni potencijal lista ne padne u raspon od -1,0 do -1,2 MPa, a utjecaj stresa na fotosintezu postaje ireverzibilan nakon što vodni potencijal padne ispod -1,6 MPa (Raper i Kramer, 1987).

Postoji nekoliko proizvodnih praksi kojima se može ublažiti negativni utjecaj suše i visokih temperatura, a uključuju, između ostalog, plansko gospodarenje tlom, navodnjavanje, malčiranje i plodosmjenu (Lipiec i sur., 2013). Od navedenih proizvodnih praksi, navodnjavanje usjeva je najučinkovitija mjera borbe protiv suše dok ostale uglavnom služe konzervaciji postojeće vode u tlu. Suša je prepoznata kao najštetniji abiotski stres u procesu proizvodnje soje, ali se bez obzira na to jako mali dio površina pod sojom u Hrvatskoj navodnjava. Najčešće se radi o površinama pokusa s navodnjavanjem (Josipović i sur., 2010, 2011) čiji rezultati upućuju na nužnost navodnjavanja kao obavezne melioracijske mjere u proizvodnji usjeva jer su sušne godine sve češća pojava na području Republike Hrvatske (Zdunić i sur., 2015).

1.1.3. Kompozicija, organizacija i funkcija fotosintetskog aparata viših biljaka

Fotosintetski organizmi imaju jedinstvenu sposobnost da hvataju i pretvaraju svjetlost u kemijsku energiju kako bi potom sintetizirali energijom bogate organske komponente (Rabinowitch i Govindjee, 1969; Blakenship, 2002).

Lisni mezofil predstavlja najaktivnije fotosintetsko tkivo biljke jer sadrži veliki broj kloroplasta (30 – 40 kloroplasta po stanici). Kloroplasti su stanične organele koje nalazimo u mezofilnom tkivu svih autotrofnih eukariota. Imaju vanjsku, unutarnju i tilakoidnu membranu koju čine strukture u obliku diska koje nazivamo tilakoidima. Tilakoide dijelimo na grana tilakoide (nakupine tilakoida spojenih i naslaganih jedna na drugu) i stroma tilakoide ili lamele (tilakoidne strukture koje povezuju nakupine grana). Stroma je tekućina koja ispunjava unutrašnjost kloroplasta i obavlja sve tilakoidne strukture. U stromi se nalaze i molekule kloroplastne DNA, ribosomi, RNA, plastoglobuli, enzimi i različiti metaboliti (Alberts i sur., 2002).

Pigmenti koji se nalaze u tilakoidnim membranama stanica fotosintetskih organizama i apsorbiraju svjetlost te imaju glavnu ulogu u procesu fotosinteze su klorofil *a* i klorofil *b*. To su policiklički zeleni pigmenti planarne strukture koji se u kloroplastima uvijek nalaze zajedno. Iako su oba zelena, njihovi apsorpcijski spektri su dovoljno različiti, a ipak međusobno komplementarni pri apsorpciji vidljive svjetlosti (Nelson i Cox, 2012).

Klorofil *a* je pigment plavo zelene boje koji se sastoji od porfirinskog prstena u kojem središnju poziciju ima ion Mg^{+2} i fitolnog lanaca. Nalazi se u reakcijskim središtima fotosustava I (PSI) i fotosustava II (PSII) i apsorbira svjetlost valnih duljina 430 i 662 nm (plava i crvena svjetlost). Specijalizirana molekula klorofila *a* koja se uobičajeno naziva P700, jer najbolje apsorbira svjetlost valjne duljine 700 nm, nalazi se u reakcijskom središtu PSI. U reakcijskom središtu PSII također imamo specijaliziranu molekulu klorofila *a*, pod nazivom P680, koja maksimalno apsorbira svjetlost valne duljine od 680 nm. P680 predaje elektron feofitinu što se smatra prvim korakom u lancu prijenosa elektrona (Groot i sur., 2005; Holzwarth i sur., 2006).

Ostali pigmenti kao što su klorofil *b* te karotenoidi imaju funkciju apsorpcije svjetlosti i prijenosa energije do klorofila *a* reakcijskih središta (Papageorgiou, 2004; Voet i Voet, 2004). Klorofil *b* je pigment žuto zelene boje te apsorbira svjetlost valnih duljina 453 i 642 nm (plava i crvena svjetlost). Klorofil *a* i *b* imaju istu strukturu, ali ih možemo razlikovati po skupinama na drugom pirolskom prstenu: klorofil *a* ima vezanu metilnu ($-CH_3$), a klorofil *b* aldehidnu skupinu ($-CHO$). Porfirinski sustav čini osnovnu strukturu molekule klorofila, a sastoji se od četiri pirolska prstena međusobno povezana metilnim skupinama. Polivalentna molekula magnezija (Mg^{2+}) nalazi se u centru porfirinskog sustava dok je na četvrti pirolski

prsten vezan alkohol fitol i 20 atoma ugljika (C) pomoću kojih se molekula prihvaća za membranu tilakoidnog sustava (Stryer, 1991; Pevalek-Kozlina, 2003).

Karotenoidi pripadaju skupini terpena i apsorbiraju svjetlost valnih duljina 380 i 550 nm koje se nalaze u modrom području spektra. Oni su linearne molekule ugljikovodika s višestrukim konjugiranim dvostrukim vezama i vezani su na proteine antena kompleksa i reakcijskih središta. Dije se na karotene (čisti ugljikovodici) i ksantofile (derivati karotena koji sadrže kisik). Karoteni su ugljikovodici narančasto - crvene boje, a ksantofili kao derivati karotena, sadrže kisik i žute su boje (Karlson, 1993; Stryer, 1991). Najvažniji pomoćni pigmenti, narančasti β -karoten i žuti lutein služe apsorpciji svjetlosti onih valnih duljina koje klorofili ne mogu ili apsorbiraju samo djelomično. Na taj način proširuju spektar boja koje mogu pokretati fotosintezu (Taiz i Zeiger, 2002). Karotenoidi također imaju zaštitnu ulogu jer primaju višak ekscitacijske energije od klorofila na taj način štiteći biljku u uvjetima stresa izazvanog intenzivnim osvjetljenjem (Foyer i Noctor, 2000).

Proces fotosinteze možemo podijeliti na reakcije ovisne o svjetlosti (engl. *light dependent reactions*) i Calvin-Bensonov ciklus (engl. *light independent reactions*).

Svijetlu fazu fotosinteze čini kompleksna serija reakcija oksidacije i redukcije kojima se elektroni prenose s jedne molekule na drugu pomoću visoko strukturiranih proteinsko klorofilnih kompleksa fotosustava I, fotosustava II, citokrom *b₆f* kompleksa (Cyt *b₆f*) i adenzin trifosfat (ATP) sintaze, raspoređenih u supra-molekularne sklopove ugrađene u tilakoidne membrane kloroplasta (Taiz i Zeiger, 2002). Ti strukturirani sklopovi organizirani su na način da se osigura vrhunska učinkovitost pretvorbe energije i učinkovita difuzija malih molekula (plastokinoni) koji povezuju dvije funkcije fotosustava u lancu prijenosa elektrona i sintezi ATP-a (Lambrev i sur., 2014).

1.1.3.1. Svjetlosne reakcije i put prijenosa elektrona

Reakcije ovisne o svjetlosti odvijaju se u tilakoidnoj membrani kloroplasta. Apsorpcija svjetlosne energije odvija se u fotosustavu I i II u molekulama klorofila i karotenoida lokaliziranim u antena kompleksu (engl. *light harvesting complex* - LHC) i reakcijskim središtima (engl. *reaction center* - RC). PSII je većinom lokaliziran u grana tilakoidima dok se PSI i ATP sintaza najčešće nalaze u stroma tilakoidima (lamelle) te na rubnim dijelovima granuma (Kirchhoff i sur., 2000; Albertsson, 2001; Daum i sur., 2010). Specijalizirane molekule klorofila *a* koje se nalaze u reakcijskom središtu fotosustava su jedine sposobne pretvarati svjetlosnu u kemijsku energiju. Sve ostale molekule pigmenata fotosustava su antenske molekule

koje apsorbiraju i prenose svjetlosnu energiju do reakcijskog središta (Nelson i Cox, 2012).

Pigmenti antena kompleksa apsorbiranu svjetlosnu energiju predaju reakcijskim središtima u kojima molekule klorofila *a*, P680 i P700 prelaze iz osnovnog u pobuđeno stanje odnosno elektron prelazi u orbitalu veće potencijalne energije. Nakon toga elektron može biti prebačen drugoj molekuli uz otpuštanje naboja. Put prijenosa elektrona može biti linearan i uključuje PSII i PSI ili ciklički koji uključuje samo PSI (Groot i sur., 2005; Holzwarth i sur., 2006).

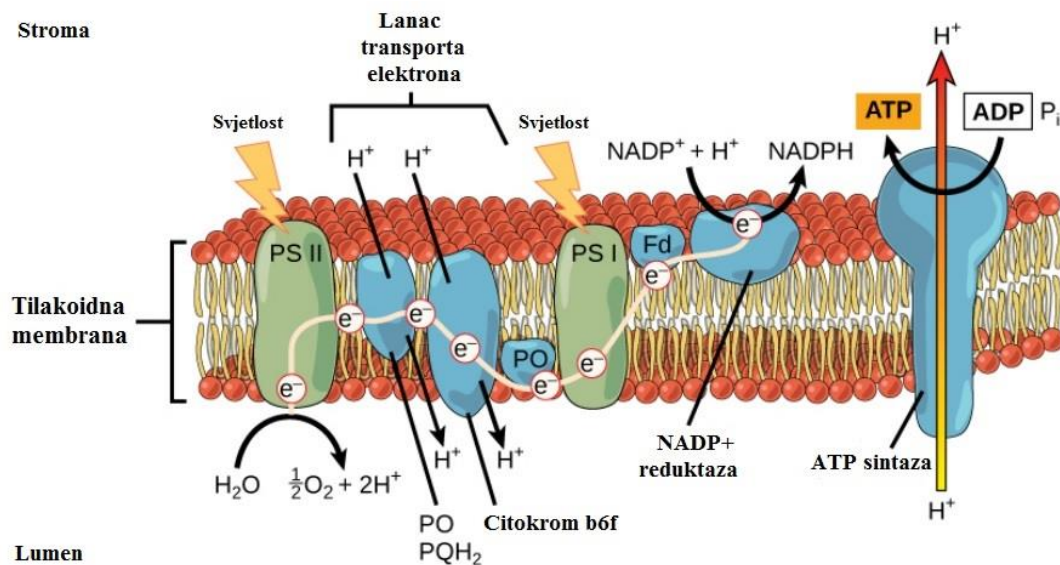
1.1.3.1.1. Linearni prijenos elektrona

Linearni lanac prijenosa elektrona svjetlosnih reakcija započinje apsorpcijom fotona svjetlosne energije uslijed čega molekula klorofila u reakcijskom središtu PSII privremeno gubi elektron. Taj se elektron prenosi na plastokinon (PQ) koji uzima proton iz strome. Reducirani plastokinon može se kretati kroz membranu od PSII do citokrom *b₆f* kompleksa (Cyt *b₆f*) gdje oksidira i otpušta proton u lumen. Njegov elektron se dalje prenosi u PSI preko Cyt *b₆f* i plastocijanina (PC). Ovaj prijenos elektrona omogućava redukciju klorofila reakcijskog središta PSI. Nakon ekscitacije klorofil daje svoj elektron stromalnom feredoksinu (Fd) koji može reducirati kloroplastni tioredoksin (TRX) preko feredoksin-tioredoxin reduktaze (FTR) i NADP⁺ preko feredoksin NADP reduktaze (FNR), što se smatra zadnjim korakom u linearnom lancu prijenosa elektrona svjetlosnih reakcija (Whitmarsh i Govindjee, 2002).

Fotoliza vode, opisani prijenos elektrona i prijenos protona preko plastokinona omogućuju prolazak iona vodika kroz tilakoidnu membranu i posljedično povećanje protonskog gradijenta (ΔpH) u lumenu tilakoida. Pri tome je kretanje dva elektrona koji potječu od cijepanja vode povezano s prijenosom šest vodikovih iona (H^+) iz strome u lumen tilakoida dok je za sintezu tri molekule ATP-a iz ADP-a potrebno 14 vodikovih iona (Seelert i sur., 2003; Vollmar i sur., 2009).

Ioni vodika procesom kemiosmoze (engl. *chemiosmosis*) prolaze kroz proteinski kompleks ATP sintaze, a energija koju stvaraju svojim prolaskom omogućuje ATP sintazi formiranje ATP-a iz ADP-a u procesu koji nazivamo fotofosforilacija (engl. *photophosphorylation*) (Mahr, 2014) (Slika 2).

Krajnji produkti reakcija ovisnih o svjetlosti su NADPH i ATP koji služe pokretanju reakcija neovisnih o svjetlosti tj. Calvin-Bensonovog ciklusa.



Slika 2. Shematski prikaz glavnih proteinskih kompleksa uključenih u lanac prijenosa elektrona fotosinteze.

(Izvor: <https://cnx.org/contents/Om7pGM8R@1.1:Ljol4SXu@1/Photosynthesis---Introduction>)

1.1.3.1.2. Ciklički prijenos elektrona

Uz linearni lanac prijenosa elektrona u fotosintetskim organizmima nalazimo i ciklički prijenos elektrona koji uključuje PSI i ima dvije glavne funkcije. Povećanjem transmembranskog gradijenta protona (ΔpH) omogućava produkciju ATP-a kako bi savladao neravnotežu sinteze ATP:NADPH (Allen, 2003; Joliot i sur., 2006; Joliot i Johnson, 2011; Shikanai, 2014) i potiče povećanje nefotokemijskog gašenja (engl. NPQ – *Non Photochemical Quenching*) te na taj način inhibira proizvodnju reaktivnih kisikovih jedinaka (Clarke i Johnson, 2001; Golding i Johnson, 2003; Joliot i Johnson, 2011).

Ciklički prijenos elektrona započinje u PSI kada svjetlosnom energijom ekscitirani elektron putuje od P700 do primarnog akceptora i zatim do feredoksina. Feredoksin reducira plastokinon u prisutnosti enzima feredoksin kinon reduktaze (engl. FQR – *Ferredoxin Quinone Reductase*) i predaje elektron kompleksu citokrom *b₆f*. Elektron se zatim pomoću plastocijanina vraća do reakcijskog središta PSI i klorofila P700 kako bi završio ciklus. Energija koja nastaje u tom procesu, omogućava povećanje gradijenta protona preko tilakoidne membrane koji služi za konverziju ADP u ATP (Johnson, 2005; Shikanai, 2007; Yamori i Shikanai, 2016).

Ciklički prijenos elektrona vezan je za PSI i zahtjeva relativno visoke koncentracije feredoksina, a inducira ga nedostatak CO₂, suša i drugi stresni uvjeti (Bendall i Manasse, 1995).

1.1.3.2. Calvin-Bensonov ciklus

Ciklus fotosintetske redukcije ugljika ili Calvin-Bensonov ciklus predstavlja asimilaciju ugljika kroz ciklički put čiji se spojevi konstantno nanovo sintetiziraju (Nelson i Cox, 2012). Energija potrebna za odvijanje ovog ciklusa (NADPH i ATP) nastaje reakcijama ovisnim o svjetlosti u proteinskim kompleksima tilakoidne membrane. Calvin-Bensonov ciklus je neovisan o svjetlosnoj energiji i odvija se u stromi kloroplasta. Dijelimo ga u tri koraka: fiksacija, redukcija i regeneracija. Prvi korak je vezanje ugljik dioksida (CO₂) karboksilacijom ribuloza-1,5-bisfosfata (RuBP) uz pomoć ribuloza-1,5-bisfosfat karboksilaze oksigenaze (Rubisco) pri čemu nastaje prvi stabilni međuspoj ciklusa odnosno 3-fosfoglicerat. U ovom koraku se CO₂ fiksira iz anorganskog u organski spoj. U drugom koraku se 3-fosfoglicerat reducira do ugljikohidrata u obliku gliceraldehid-3-fosfata. Ciklus završava regeneracijom ribuloza-1,5-bisfosfata iz gliceraldehid-3-fosfata, a novonastale molekule RuBP ponovno sudjeluju u fiksaciji CO₂ (Stryer, 1991; Heldt, 1999; Mahr, 2014).

1.1.3.3. Proteinski kompleksi u procesu fotosinteze

1.1.3.3.1. Fotosustav I

PSI je nedvojbeno najučinkovitiji fotoelektrični monomerni biljni kompleks u prirodi koji ima skoro 100 %-nu kvantnu učinkovitost u upotrebi svjetlosti za prijenos elektrona s fotokemijskim kvantnim prinosom blizu 1,0. Smješten unutar tilakoidne membrane djeluje kao plastocijanin-feredoksin oksidoreduktaza i sastoji se od dva kompleksa: reakcijskog središta i vanjskog antena kompleksa za prikupljanje svjetlosti (LHCI) koji čine superkompleks PSI-LHCI ukupne molekularne težine od preko 600 kDa (Nelson i Yocum, 2006; Nelson, 2009; Nelson i Jung, 2015).

Najnoviji strukturalni model autora Mazor i sur. (2017) pokazuje da PSI superkompleks sadrži 16 podjedinica, 45 transmembranskih zavojnica i 232 prostetičke grupe te 143 klorofila *a*, 13 klorofila *b*, 27 β-karotena, 7 luteina, 2 ksantofila, 1 zeaksantin, 20 monogalaktosil diglicerida, 7 fosfatidil diglicerida, 5 digalaktosil diglicerida, 2 iona kalcija, 2 filokvinona i 3 željezo sumpor klastera.

Jezgra PSI sadrži devet unutar-membranskih podjedinica (PsaA, PsaB, PsaF, PsaG, PsaH, PsaI, PsaJ, PsaK, PsaL) i tri hidrofilne periferne podjedinice (PsaC, PsaD i PsaE), 98 klorofila, 22 β-karotena, tri željezo sumpor klastera (Fe₄-S₄) i dva filokvinona. LHCI sadrži četiri transmembranska Lhca proteina raspoređena kao dimer ili hetero dimer između Lhca1/Lhca4 i Lhca2/Lhca3 koji formiraju pojas

povezan s PsaF stranom jezgre fotosustava I. LHCI sadrži još 45 klorofila *a*, 12 klorofila *b*, četiri β -karotena, pet luteina i četiri violaksantina (Jordan i sur., 2001; Qin i sur., 2015; Caspy i Nelson, 2018).

Reakcijsko središte PSI je mjesto gdje se odvija većina apsorpcije svjetlosti i otpuštanja naboja, a LHCI djeluje kao dodatni antena kompleks koji maksimizira hvatanje svjetlosti i prenosi energiju do jezgrenog kompleksa (Chitnis, 2001; Amunts i Nelson, 2009).

Ekscitirani P700 prenosi elektron do feredoksina (Fd) kroz molekulu klorofila A_0 , filokinon A_1 i tri terminalna Fe_4-S_4 klastera, F_x , F_A i F_B (Fromme i Mathis, 2004). Feredoksin prenosi elektron do flavoprotein feredoksin-NADP⁺ reduktaze (FNR) koja posreduje u prijenosu elektrona između Fd (nosač jednog elektrona) i NADP⁺ (nosač dva elektrona) na kraju lanca prijenosa elektrona (Hurley i sur., 2002; Musumeci i sur., 2012). Dodatno, FNR je također uključena u prijenos elektrona u biosintezi izoprenoida, fiksaciju dušika, metabolizam steroida, ksenobiotsku detoksikaciju, odgovor na oksidativni stres i željezo-sumpor klaster biogenezu (Carrillo i Ceccarelli, 2003; Ceccarelli i sur., 2004; Medina i Gomez-Moreno, 2004; Röhrich i sur., 2005).

1.1.3.3.2. Fotosustav II

Fotosustav II (PSII) je dimerni superkompleks pigmenata i proteina molekularne težine 1400 kDa (Caffarri i sur., 2009). Kao voda-plastokinon oksidoreduktaza koristi svjetlosnu energiju za redukciju plastokinona, oksidaciju vode i stvaranje transmembranskog protonskog gradijenta te zbog toga PSII smatramo najvažnijom regulacijskom komponentom lanca prijenosa elektrona u kloroplastima (Barber i sur., 1997; Foyer i Noctor, 2000).

Sastoji se od 40 različitih proteina te brojnih pigmenata (klorofili i karotenoidi) i drugih kofaktora (Pagliano i sur., 2013). Većina proteina PSII je u trajnom sastavu strukture, a ostali se pojavljuju u stresnim uvjetima ili prilikom formiranja ili degradacije kompleksa (Shi i sur., 2012). PSII možemo podijeliti na tri strukturno i funkcionalno različita dijela: jezgra s reakcijskim središtem, antena kompleks za prikupljanje svjetlosti (LHC) i kompleks za ekstrakciju kisika iz vode (engl. *oxygen evolving complex* - OEC) (Slika 3).

Heterodimerna jezgra PSII ima najmanje 20 podjedinica uključujući polipeptide D_1 (PsbA) i D_2 (PsbD) koji su homologni, unutarnje proteine za sakupljanje svjetlosti CP43 (PsbC) i CP47 (PsbB), citokrom b_{559} te više od desetak transmembranskih podjedinica niske molekularne mase (Shen, 2015). Proteini CP43 i CP47 sudjeluju u prijenosu ekscitona do reakcijskog središta, ali sudjeluju i u sklapanju OEC kompleksa te održavanju stabilnosti PSII. Citokrom b_{559} građen je od dvije

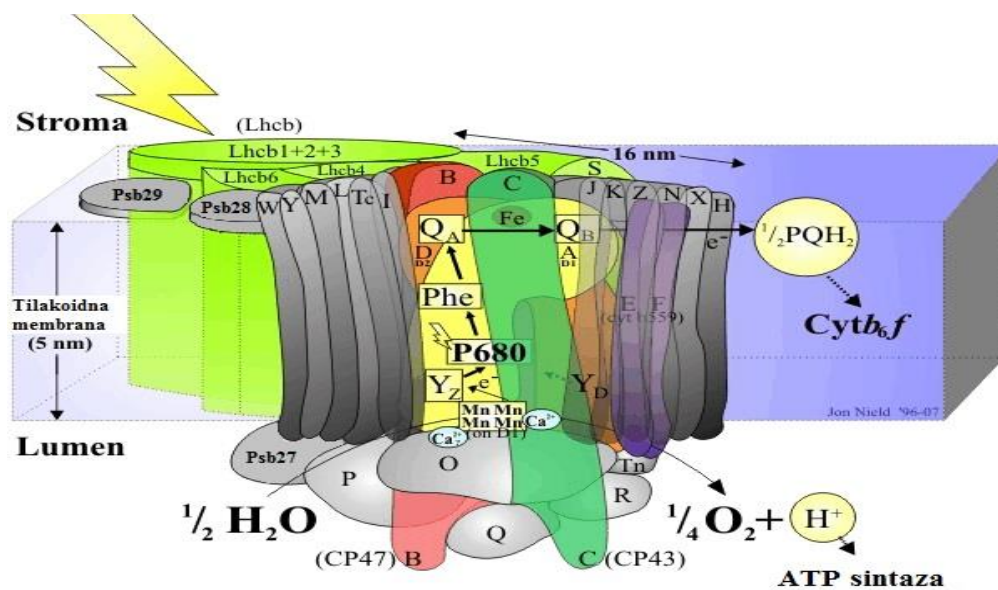
podjedinice (α i β) kodirane PsbE i PsbF genima te je uključen u sekundarni put prijenosa elektrona koji štiti PSII od fotooštećenja (Barber, 2006).

Enzimatsku jezgru reakcijskog središta PSII čine specijalni par molekula klorofila *a* (P680) zajedno s dvije molekule feofitina i dvije molekule plastokinona (Q_A i Q_B) koje služe prihvaćanju elektrona, pri čemu je Q_A vezan na D2, a Q_B na D1 (Ballottari i sur., 2012; Pagliano i sur., 2013; Pan i sur., 2013).

Vanjski antena kompleks za prikupljanje svjetlosti (LHC) sastavljen je od proteina i u većem dijelu pigmenata koji apsorbiraju svjetlost i omogućuju jezgri ekscitacijsku energiju (Nield i sur., 2000; Dekker i Boekema, 2005; Umena i sur., 2011).

Proteini LHC kompleksa mogu biti kategorizirani kao LHCI (u PSI) ili LHCII (u PSII) i kodirani su sa LHCa (PSI) ili LHCb (PSII) genima. LHCII proteine kodiraju geni *Lhcb* 1-6 (Jansson, 1999). Najčešća forma LHCII kompleksa sastoji se od produkata tri gena: *Lhcb*1, *Lhcb*2 i *Lhcb*3 koji su organizirani kao heterotrimeri (Standfuss i sur., 2005; Drop i sur., 2014) dok su proteini CP29, CP26 i CP24, kodirani genima *Lhcb*4, *Lhcb*5 i *Lhcb*6 i formirani kao monomeri. Monomerni proteini su manje zastupljeni, locirani blizu jezgre PSII i imaju drugačiju kompoziciju pigmenata (Passarini i sur., 2009; Pan i sur., 2011). Najzastupljeniji pigmenti u LHCII kompleksu su klorofil *a* i *b* koji su uključeni u hvatanje i prijenos energije prema P680 (Barber i Archer, 2000). Pigmenti uključujući lutein, neoksantin i karotenoide ksantofilskog ciklusa: violaksantin, anteraksantin i zeaksantin su također uključeni u prijenos energije, ali im je primarna funkcija rasipanje suvišne energije i uklanjanje reaktivnih kisikovih jedinki (ROS) (Croce i sur., 1999; Ballottari i sur., 2012; Grewe i sur., 2014).

Kompleks za oksidaciju vode (OEC) sastavljen je od polipeptida OEE1 (PsbO), OEE2 (PsbP) i OEE3 (PsbQ) te manganskog klastera (Mn_4CaO_5), jednog iona kalcija i jednog iona klora. OEE1 stabilizira ligaciju manganskog klastera u tami i promovira brzi redoks ciklus na svjetlu. Proteini koji formiraju OEC kompleks povezani su sa lumenalnom stranom jezgrenog kompleksa PSII (Ifuku i Noguchi, 2016; Dau i sur., 2012). Za oksidaciju vode do molekularnog kisika odgovoran je Mn_4CaO_5 klaster. Mehanizam cijepanja vode je proces koji se odvija kroz pet uzastopnih faza nazvanih S_0 do S_4 i započinje kada predajom elektrona feofitinu P680 postaje reducirani P680+ koji je vrlo jak oksidans i zbog toga može uzeti četiri elektrona od Mn_4CaO_5 klastera. To rezultira cijepanjem dvije molekule vode na četiri protona koji odlaze u lumen, i molekulu kisika (Junge i sur., 2002; Satoh i sur., 2005; Jin i sur., 2014).



Slika 3. Model fotosustava II (PSII) s pripadajućim proteinskim i pigmentnim podjedinicama.

(Izvor: <http://macromol.sbcs.qmul.ac.uk/oldsite/psIIimages/PSII.html>)

1.1.3.3. Citokrom *b₆f*

Citokrom *b₆f* (Cyt *b₆f*) je dimerni kompleks čija je osnovna funkcija prijenos elektrona s plastohidrokinona (PQH₂) na plastocijanin (PC). Molekularne mase 220 kDa, ovaj kompleks se sastoji od četiri velike podjedinice: citokroma *f* (Cyt *f*), citokroma *b₆* (Cyt *b₆*), Rieske željezo-sumpor proteina i podjedinice IV, te četiri male hidrofobne podjedinice: PetG, PetL, PetM i PetN (Mitchell, 1975; Whitelegge i sur., 2002). Cyt *f* i Cyt *b₆* sadrže hem prostetičku grupu. Hem *f* (hem *c*-tipa) je kovalentno vezan na Cyt *f* na lumenalnoj strani (pozitivnoj strani), a hem *ci/cn* je kovalentno vezan za Cyt *b₆* polipeptid na negativnoj strani kompleksa (Kurisu i sur., 2001; Stroebel i sur., 2003).

Prijenos elektrona između PQH₂ i plastocijanina povezan je s prijenosom protona iz elektrokemijski negativne na pozitivnu stranu kompleksa što stvara pH gradijent preko tilakoidne membrane (Baniulis i sur., 2009).

1.1.3.4. ATP sintaza

ATP sintaza je enzimatski proteinski kompleks molekularne mase > 500 kDa koji djeluje kao proton translocirajuća ATP hidrolaza. Sastoji se od dva funkcionalna podkompleksa; CF_o i CF₁. CF_o je unutarmembranski hidrofobni podkompleks koji sadrži četiri podjedinice (I, II, III₁₄ i IV, koje se također označavaju i sa b, b', c i a) i

konvertira energiju protonskog toka u rotacijsko kretanje. CF_o ima 14-struku rotacijsku simetriju kojoj odgovara 14 kopija podjedinice III u potpunom prstenu. CF₁ podkompleks sastoji se od pet podjedinica (α , β , γ , δ , ϵ) i spaja rotacijsko kretanje sa sintezom ATP-a. Tri α i tri β podjedinice formiraju heksagonalni $\alpha_3\beta_3$ prsten oko γ podjedinice koja čini središnju os strukture, dok δ i ϵ imaju ulogu u stabilizaciji strukture i inhibiciji hidrolize ATP-a (Groth i Strotmann, 1999; Richter i sur., 2005)

CF_o podkompleks nalazi se na lumenalnoj strani membrane s visokim elektrokemijskim potencijalom protona dok je CF₁ dio u kontaktu sa stromom koja ima nizak elektrokemijski potencijal protona (Yoshida i sur., 2001).

Linearni i ciklički fotosintetski prijenos elektrona omogućavaju uspostavljanje transmembranskog gradijenta koncentracije protona što čini protonsku pokretačku silu koja služi pokretanju reakcije ATP-aze u smjeru sinteze ATP-a. Kada je elektrokemijski potencijal protona premalen, ovaj enzim također može katalizirati reakciju hidrolize ATP-a (Junesch i Gräber, 1991; Seelert i sur., 2003; Okuno i sur., 2011).

1.1.4. Fluorescencija klorofila a

Tehnika fluorescencije klorofila ima relativno kratku povijest koja počinje s radom autora Kautsky i suradnika koji su otkrili da se prilikom prebacivanja fotosintetskog materijala iz tame na svjetlo povećava prinos fluorescencije klorofila u vremenskom periodu od jedne sekunde (Kautsky i Hirsch, 1931; Kautsky i sur., 1960). Ovo povećanje objasnili su kao posljedicu redukcije akceptora elektrona u fotosintetskim putevima što znači da kad fotosustav II (PSII) apsorbira svjetlost i primarni akceptor elektrona Q_A prihvati elektron, nije u mogućnosti prihvatiti drugi elektron dok prvog ne prepusti idućem prijenosniku elektrona (Q_B). Tijekom tog perioda kažemo da je reakcijsko središte „zatvoreno“. U bilo kojem trenutku prisutnost određene proporcije zatvorenih reakcijskih središta vodi do općeg smanjenja učinkovitosti fotokemije i odgovarajućeg povećanja u prinosu fluorescencije (Maxwell i Johnson, 2000).

Nakon što fluorescencija dosegne svoj maksimum slijedi pad razine fluorescencije koji traje nekoliko minuta. Ova pojava, koja se još naziva fotokemijsko gašenje (engl. *photochemical quenching*) objašnjena je na dva načina. Prvo, dolazi do povećanja u razini prijenosa elektrona od PSII do ostalih komponenti u lancu prijenosa elektrona, zbog svjetlom uzrokovane aktivacije enzima uključenih u metabolizam ugljika i otvaranja puči. Drugo, u isto vrijeme dolazi do povećanja u učinkovitosti kojom se energija pretvara u toplinu i ovaj proces se naziva

nefotokemijsko gašenje (NPQ). U tipičnoj biljci promjene u ova dva procesa završavaju unutar 15 do 20 minuta nakon čega se uspostavlja približno stanje ravnoteže; iako vrijeme potrebno za postizanje ovog stanja može značajno varirati između biljnih vrsta (Maxwell i Johnson, 2000; Strasser i sur., 2000; Vredenberg i sur., 2009).

Fluorescenciju klorofila *a* (Chl *a*) definiramo kao crvenu svjetlost valne duljine 680 - 740 nm koju emitiraju fotosintetski organizmi i tkiva kada ih se osvjetli svjetlosnim spektrom valnih duljina od 400 do 700 nm (McCree, 1972; Strasser i sur., 2004). Svjetlosna energija apsorbirana od strane PSII može biti iskorištena za fotokemijske procese u lancu prijenosa elektrona između PSII i PSI ili može biti izgubljena u obliku fluorescencije Chl *a* i toplinskom disipacijom (Maxwell i Johnson, 2000; Baker, 2008). Samo se 0,5 - 10 % apsorbirane energije gubi fluorescencijom jer su fotosintetski pigmenti gotovo uvijek vezani na proteine i fiksirani u odnosu jedni na druge, na membranu i druge proteinske komplekse što pospješuje njihovu funkciju (Barber i sur., 1989; Porcar-Castell i sur., 2014). Iako fluorescencija Chl *a* predstavlja samo mali udio ukupne apsorbirane energije, njen intenzitet je obrnuto proporcionalan frakciji energije korištene za fotosintezu i količini rasipanja toplinske energije. Iz tog razloga mjerenjem fluorescencije Chl *a* možemo dobiti informacije o primarnim reakcijama fotosinteze, ali i rasipanju svjetlosti u obliku topline te pratiti regulatorne procese koji utječu na antena kompleks PSII (Strasser i sur., 2000; Maxwell i Johnson, 2000; Kalaji i sur., 2017).

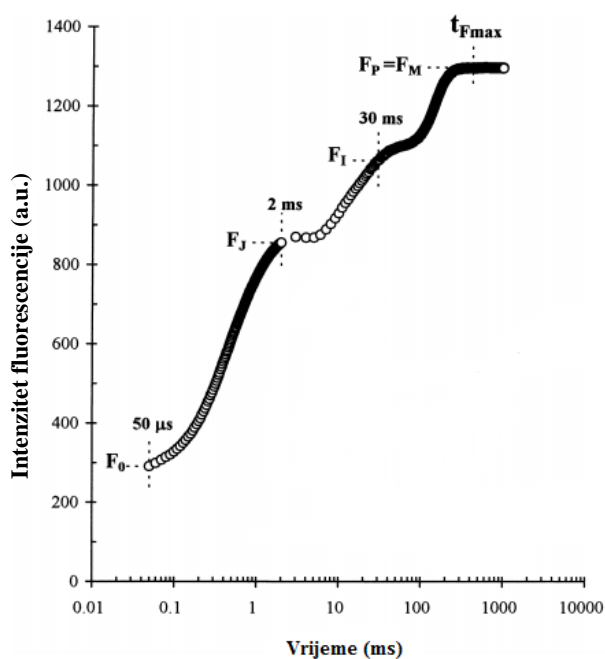
Mjerenje fluorescencije Chl *a* je brza, relativno jednostavna, neinvazivna i nedestruktivna metoda za određivanje aktivnosti i učinkovitosti fotosintetskog lanca prijenosa elektrona (Govindjee 1995; Kalaji i sur., 2016). Parametri dobiveni mjerenjem fluorescencije pružaju informacije o strukturi i funkciji PSII i lanca prijenosa elektrona, ali daju i uvid u funkciju i sadržaj PSI, ciklički prijenos elektrona te izmjenu ekscitacijske energije među fotosustavima. Također pružaju informacije o međudnosu fotokemijskih reakcija ovisnih o svjetlosti i biokemijskih reakcija tame te su direktno ili indirektno povezani sa svim fazama reakcija ovisnih o svjetlosti uključujući fotolizu vode, prijenos elektrona, formiranje pH gradijenta i ATP sintezu (Bernát i sur., 2012).

Instrumenti (fluorimetri) za proučavanje prijenosa elektrona koji uključuje PSII i/ili PSI mogu se podijeliti u tri klase od kojih su prvi bazirani na kratkim bljeskovima svjetlosti u trajanju od nekoliko μ s, drugi se baziraju na pulsu saturacijske svjetlosti u trajanju od nekoliko stotina ms, a treći uključuju proučavanje stabilnog stanja fotosinteze nakon osvjjetljenja u trajanju od 5 do 10 min (Kalaji i sur., 2014). Svi oni analiziraju istu pojavu, a to je da, kada osvjetlimo fotosintetski uzorak koji smo prethodno prilagodili tami, intenzitet fluorescencije Chl *a* pokazuje karakteristične

promjene koje zajednički nazivamo Kautsky efekt (engl. *Kautsky effect, fluorescence induction, fluorescence transient*) (Stirbet i Govindjee, 2011).

Polifazni rast intenziteta fluorescencije Chl *a*, tijekom prve sekunde aplikacije saturacijskog pulsa svjetlosti ($3000 \mu\text{mol}_{\text{FOTONAM}}^{-2}\text{s}^{-1}$) na biljke prethodno prilagođene tami (minimalno 30 minuta), pokazuje niz koraka od inicijalne tj. minimalne (F_0) do maksimalne (F_m) vrijednosti fluorescencije. Krivulja polifaznog rasta fluorescencije Chl *a* naziva se OJIP krivuljom jer njene korake (stupnjeve) vremenskog tijeka označavamo slovima O (intenzitet fluorescencije nakon 50 μs), J (intenzitet fluorescencije nakon 2 ms), I (intenzitet fluorescencije nakon 30 ms) i P (maksimalna fluorescencija) (Slika 4). U uvjetima djelovanja stresnih uvjeta kao što su suša (Oukarroum i sur., 2007) i visoke temperature (Oukarroum i sur., 2016) moguća je pojava i dodatnih stupnjeva koji se označavaju slovima L i K. Porast fluorescencije tijekom prve 2-3 sekunde povezan je sa primarnom fotokemijom te su Oukarroum i sur. (2007) predložili da stimulirani L i K stupnjevi mogu biti korišteni kao alat za procjenu potencijala biljke da se nosi sa i oporavi od stresa suše. L stupanj je pod utjecajem transfera eksitacijske energije između podjedinica PSII (Strasser i Stirbet, 1998), a K stupanj je povezan sa disocijacijom OEC kompleksa (Guisse i sur., 1995). Mjerenje OLKJIP koraka porasta fluorescencije i njihova analiza koristeći JIP test bi stoga mogla biti korištena kao indikator tolerancije na stres suše i fizioloških poremećaja prije pojave vidljivih znakova stresa suše.

Porast fluorescencije prati promjene u fotokemiji uzorka u različitim okolišnim uvjetima te indirektno pruža uvid u korištenje eksitacijske energije od strane PSII i drugih proteinskih kompleksa tilakoidne membrane (Walker, 1987; Strasser i Govindjee, 1991; Strasser i sur., 1995).



Slika 4. Tipična krivulja porasta fluorescencije Chl *a* s koracima O (F_o), J (F_j), I (F_i) i P ($F_p=F_M$) na logaritamskoj vremenskoj skali od 50 μ s do 1 s (prilagođeno prema Tsimilli-Michael i sur., 2000).

Za uspješnu interpretaciju podataka dobivenih mjerenjem fluorescencije Chl *a* potrebno je dobro poznavati uzorak koji mjerimo tj. znati da li je postignuta maksimalna fluorescencija (F_m), da li je minimalna fluorescencija (F_o) vjerno izmjerena te da li je lanac prijenosa elektrona u potpunosti reoksidiran, kao i koji sve fotosintetski procesi mogu utjecati na intenzitet fluorescencije (Kalaji i sur., 2017).

Parametri dobiveni mjerenjem polifaznog rasta fluorescencije Chl *a*: F_o - intenzitet fluorescencije nakon 50 μ s (O stupanj), F_{300} - intenzitet fluorescencije nakon 300 μ s, F_j - intenzitet fluorescencije nakon 2 ms (J stupanj), F_i - intenzitet fluorescencije nakon 30 ms (I stupanj), F_m - maksimalni intenzitet fluorescencije (P stupanj), t_{max} - vrijeme potrebno za postizanje maksimalnog intenziteta fluorescencije (F_m) i AREA - površina iznad OJIP-krivulje, služe izračunavanju mnoštva različitih strukturalnih i funkcionalnih parametara JIP testa. Parametri JIP testa služe za proučavanje korelacije između svjetlosnih reakcija i fluorescencije Chl *a* te na taj način daju uvid u glavne funkcionalne karakteristike PSII (Strasser i sur., 2000).

1.1.4.1. Primjena fluorescencije klorofila a u istraživanju abiotskog stresa

Organizacija i funkcija fotosintetskog aparata viših biljaka mijenjaju se kao odgovor na različite stresne uvjete okoline koje zajednički nazivamo abiotski stres. Tri najučestalija abiotska stresa su suša, visoke temperature i zaslanjenost tla koji uzrokuju promjene u širokom rasponu fizioloških, biokemijskih i molekularnih procesa u biljci (Ashraf i Harris, 2013). Oštećenja nastala utjecajem stresnih faktora uključuju gubitak fotosintetskih pigmenata, promjene u kompoziciji karotenoida, oštećenja strukture proteina, poremećaj u lancu prijenosa elektrona i dezorganizaciju tilakoidnih membrana (Biswal i sur., 2008; Pareek i sur., 2010).

Jedan od prvih odgovora biljke na nepovoljne uvjete okoline je smanjenje učinkovitosti fotosinteze te se u tom kontekstu za provjeru stanja i vitalnosti fotosintetskog aparata najčešće koristi mjerenje fluorescencije Chl *a* tzv. metodom saturacijskog pulsa (Kalaji i sur., 2014). Prednost ove metode je pretpostavka da mjereni parametri vrlo točno reflektiraju funkcioniranje fotosustava II (PSII) koje je pod utjecajem funkcionalnog statusa komponenti fotosustava I (PSI) i reakcija tame (Fracheboud i Leipner, 2003).

Iako mjerenje fluorescencije pruža korisne informacije o fotosintetskoj učinkovitosti biljaka njena prava snaga leži u činjenici da pruža informacije koje nisu lako dostupne na druge načine. Npr., mjereni signali fluorescencije Chl *a* i njihova statistička analiza mogu biti korišteni za predviđanje, monitoring i identifikaciju za biljku stresnih okolišnih čimbenika kao što su fotoinhibicija (Sarvikas i sur., 2010), toplinski stres (Kalaji i sur., 2011; Brestic i sur., 2012), UV stres (Guidi i sur., 2011), solni stres (Mehta i sur., 2010; Penella i sur., 2016), nedostatak hraniva u tlu (Wu i sur., 2006; Tsimilli-Michael i Strasser, 2008), prisutnost teških metala u tlu (Romanowska i sur., 2006) stres suše (Gomes i sur., 2012; Zivcak i sur., 2013), zagađenje okoliša (Tuba i sur., 2010; Cotrozzi i sur., 2016) kao i druge vrste abiotskog stresa. Posljedično, fluorescencija Chl *a* može biti upotrijebljena u bilo kojoj ekološkoj studiji biljaka kao bioindikator (Kalaji i sur., 2016), a pojavom i usavršavanjem prijenosnih fluorimetara dolazi do povećanja u korištenju mjerenja fluorescencije Chl *a* u poljskim uvjetima.

Mjerenja provedena tijekom dana mogu dati informacije koje se odnose na nefotokemijsko gašenje fluorescencije Chl *a* (NPQ), brzinu prijenosa elektrona, kvantnu učinkovitost i opseg fotoinhibicije kao odgovor na svjetlost, temperaturu i druge pojedinačne ili kombinirane okolišne stresove (Bilger i sur., 1995), a mjerenja u uvjetima tame koriste kontinuirano smanjenje kvantnog prinosa PSII (F_v/F_m) i povećanje minimalnog intenziteta fluorescencije (F_o) kako bi ukazali na pojavu fotoinhibicijskog oštećenja kao odgovora na visoku ili nisku temperaturu, suvišak svjetlosti ili stres suše (He i sur., 1996; Valladares i Pearcy, 1997).

Učinci stresa suše na fotosintetski aparat obično počinju sa zatvaranjem puči pri umjerenom intenzitetu suše, a kulminiraju metaboličkim i strukturnim promjenama uzrokovanim ekstremnom ili dugotrajnom sušom (Jedmowski i sur., 2013). Mjerenja fluorescencije Chl *a* ukazuju na to da u usporedbi s PSI, PSII ima veliku otpornost na manjak vode i stoga negativni utjecaji nastaju samo u uvjetima ekstremnih suša (Lauriano i sur., 2006). Korisnost određenog parametra fluorescencije Chl *a* u ocjeni suše ovisi o težini i trajanju sušnog razdoblja (Suresh i sur., 2012). Blagi i umjereni stres suše uzrokuje smanjenje ukupne fotosinteze uglavnom zbog zatvaranja puči, ali općenito nema direktan utjecaj na kapacitet individualnih metaboličkih reakcija (Brestic i sur., 2012; Flexas i Medrano, 2002a). To su povrdili i Ohashi i sur. (2006) istraživanjem utjecaja stresa suše na soju pomoću fluorescencije Chl *a* gdje su otkrili da fotosintetski prijenos elektrona i maksimalni kvantni prinos PSII (F_v/F_m) nisu bili pod utjecajem tretmana suše. S druge strane Li i sur. (2013) su u istraživanju stresa suše na sadnicama šećerne repe otkrili smanjenje vrijednosti parametra F_v/F_m i fotokemijskog gašenja fluorescencije Chl *a* (engl. *photochemical quenching* – qP) tijekom inicijalnog perioda tretmana sušom. Iako mnoga istraživanja navode parametar F_v/F_m kao koristan indikator stresa suše (Zulini i sur., 2005; Li i sur., 2013)

i tolerantnih genotipova (Li i sur., 2006; Woo i sur., 2008; Faraloni i sur., 2011), na osnovu značajnog broja proturječnih rezultata (Ohashi i sur., 2006; Oukarroum i sur., 2007; Razavi i sur., 2008; Woolery i sur., 2010) može se zaključiti da korisnost ovog parametra uvelike ovisi o istraživanoj vrsti kao i o stupnju stresa kojem je biljka podvrgnuta.

Tehničke prednosti i jednostavnost metode učinile su mjerenje fluorescencije Chl *a* popularnom tehnikom među oplemenjivačima bilja koji ju koriste za selekciju tolerantnih genotipova i kultivara (Strasser i sur., 2000; Li i sur., 2006; da Graca i sur., 2010), fenotipizaciju i monitoring usjeva (Baker i Rosenqvist 2004; Kalaji i Guo, 2008; Kalaji i sur., 2016) te u procjeni kvalitete i vigora sjemena (Jalink i sur., 1998; Konstantinova i sur., 2002).

Općenito, ova metoda postaje vrlo moćan alat u agronomskim, okolišnim i ekološkim istraživanjima (Gottardini i sur., 2014), a nedavne studije pokazale su da mjerenja fluorescencije Chl *a* mogu poboljšati pouzdanost projekcija prinosa usjeva u uvjetima klimatskih promjena te tako omogućiti jedinstvena mjerila za poboljšanje globalnih poljoprivrednih proizvodnih modela (Guanter i sur., 2014).

Iako je metoda mjerenja fluorescencije Chl *a* vrijedan alat, ne može trenutno zamijeniti direktna mjerenja stope fotosinteze (mjerenje asimilacije CO₂, produkcije O₂, produkcije ugljikohidrata i povećanja ukupne suhe tvari). Zbog toga je potrebno spojiti mjerenja fluorescencije Chl *a* s dodatnim analizama kako bi dobili potpunu sliku o stanju procesa fotosinteze i dodatno razjasnili veličinu i vrstu oštećenja ili adaptacije unutar fotosintetskog sustava (Smethurst i Shabala, 2003; Murchie i Lawson, 2013).

1.2. Ciljevi i hipoteze istraživanja

1.2.1. Ciljevi istraživanja

1. Testirati 13 genotipova soje u uvjetima abiotskog stresa suše pomoću mjerenja fotosintetske učinkovitosti lista i prinosa zrna soje te na osnovu dobivenih podataka izabrati dva genotipa koji se najviše razlikuju u navedenim parametrima.
2. Provesti daljnju analizu regulatornih mehanizama fotosintetske učinkovitosti na odabrana dva genotipa kako bi utvrdili fiziološke i biokemijske mehanizme obrane biljke soje u stresnim uvjetima kroz tri različite faze razvoja (početak cvatnje, početak formiranja mahuna i puni razvoj (nalijevanje) sjemena).
3. Ispitati mogućnost primjene mjerenja fluorescencije klorofila *a* u oplemenjivačkom programu soje kao relativno brze i neinvazivne metode za otkrivanje razlika između genotipova u toleranciji na abiotski stres.

1.2.2. Hipoteze

1. Testirani genotipovi će, s obzirom na razinu njihove genetske varijabilnosti, pokazati veću ili manju sposobnost tolerancije na abiotski stres uzrokovan sušom koja će se prvenstveno očitovati u njihovoj fiziološkoj i biokemijskoj reakciji mjerljivih mehanizama obrane od stresa.
2. Genotip tolerantniji na stres izazvan sušom imat će više vrijednosti PI_{ABS} i F_v/F_m te niže vrijednosti DI_o/RC . Također, očekuje se da će tolerantniji genotip imati povišenu koncentraciju fotosintetskih pigmenata u listu (Chl *a*, Chl *b*) te pojačanu akumulaciju regulatornih fotosintetskih proteina u stresnim uvjetima.
3. Najveći utjecaj na prinos zrna soje izazvat će stres uzrokovan sušom u fazi početka formiranja mahuna, dok će nedostatak vode u fazi početka cvatnje imati slabiji utjecaj na smanjenje prinosa.
4. Na temelju mjerenja parametara fluorescencije klorofila *a* u stresnim uvjetima možemo detektirati razlike u tolerantnosti između genotipova te izdvojiti one od interesa za daljnje oplemenjivanje na abiotski stres.

2. MATERIJAL I METODE

2.1. Biljni materijal

U ovom istraživanju je testirano 13 genotipova soje, i to 11 sorti soje u vlasništvu Poljoprivrednog instituta Osijek i dvije linije iz trajnog oplemenjivačkog programa soje Poljoprivrednog instituta Osijek. Nazivi sorti i linija te njihove grupe zriobe i godine priznavanja u Republici Hrvatskoj navedeni su u Tablici 1.

Tablica 1. Šifra, naziv, grupa zriobe i godina priznavanja genotipova soje korištenih u istraživanju.

Šifra	Naziv sorte/genotipa	Grupa zriobe	Godina priznavanja
S1	IKA	o-I	1998.
S2	TISA	I	1986.
S3	TENA	o-I	2008.
S4	OS-211	I	-
S5	OS-3710	I	-
S6	JULIJANA	o-I	2003.
S7	SONJA	o	2011.
S8	SANDA	o	2009.
S9	VITA	o	2005.
S10	EMA	oo-o	2010.
S11	LUCIJA	oo-o	2006.
S12	TOMA	o	2008.
S13	KORANA	oo	2006.

Tlo za uzgoj biljaka dobiveno je s površinskog oraničnog sloja do dubine od 30 cm. Prije upotrebe tlo je prosijano kroz sito kako bi dobili čistu smjesu bez biljnih ostataka i krupnih agregata. Testirana su kemijska svojstva i mehanički sastav tla, a rezultati analize prikazani su u Tablici 2.

Tablica 2. Rezultati fizikalne i kemijske analize tla korištenog u pokusu (Zavod za tlo i očuvanje zemljišta Hrvatskog centra za poljoprivredu, hranu i selo).

Pijesak		Prah		Glina	Teksturna oznaka		
2,000-	0,200-	0,063-	0,020-	< 0,002			
0,200	0,063	0,020	0,002				
0,30	1,25	37,99	31,44	29,02	PrGl*		
pH	pH	Humus	P ₂ O ₅	N (%)	K ₂ O	CaCO ₃ (%)	Al (mob)

KCl	H ₂ O	(%)	(mg/100g)	(mg/100g)	(mg/100g)	(mg/100g)
7,3	7,9	2,18	> 40	0,16	> 40	0,9
						0,26

*praškasto glinasta ilovača (prema trokutu za određivanje teksturnih klasa tala, izvor: Guidelines for soil description, FAO 2006.)

Nakon prosijavanja tlo je prebačeno u vegetacijske posude visine 22,5 cm, promjera 28,5 cm i zapremine 12 000 cm³. Svaka posuda napunjena je s 10 500 cm³ tla, a nakon sjetve je dodano još 500 cm³ pijeska. Tlo u posudama zasićeno je do maksimalnog kapaciteta tla za vodu, izvagano i nakon 10 dana je u svaku posudu, u kutove jednakostraničnog trokuta dužine stranica 10 cm, posijano šest sjemenki. Nakon nicanja biljke su prorijeđene kako bi u svakoj posudi ostale po tri biljke.

S obzirom na dovoljne količine pristupačnog fosfora i kalija utvrđene rezultatima analize tla korištenog u eksperimentu, u svakoj godini pokusa je dva puta tijekom vegetacije izvršena prihrana s dušičnim gnojivom UREA (46 % N). Odmah nakon pojave prvih simptoma izvršena je zaštita od crvenog pauka (*Tetranychus urticae* Koch) sistemskim insekticidom s aktivnom tvari tiametoksam.

2.2. Mikroklimatski uvjeti uzgoja

Biljke soje uzgajane su u zaštićenom prostoru plastenika do početka cvatnje (R₁) nakon čega su premještene na otvoreni prostor pored plastenika natkriven zaštitnom polietilenskom folijom kako bi se spriječilo zalijevanje pokusa oborinama. Temperatura i relativna vlažnost zraka je svakodnevno mjerena uz pomoć uređaja Data logger - LOG32 (*Dostmann electronic GmbH, Njemačka*). Mikroklimatski uvjeti za sve tri godine pokusa u vrijeme vegetacije soje prikazani su u Tablici 3.

Tablica 3. Prosječna mjesečna temperatura zraka (TZ) i relativna vlaga zraka (RVZ) od svibnja do rujna 2012. – 2014. godine.

Godina	2012.		2013.		2014.		
	Mjesec	TZ (°C)	RVZ (%)	TZ (°C)	RVZ (%)	TZ (°C)	RVZ (%)
Svibanj		16,63	74,61	22,36	60,53	16,41	72,53
Lipanj		27,66	57,82	24,63	62,63	20,76	65,17
Srpanj		26,71	59,30	26,78	59,33	22,15	73,00
Kolovoz		25,55	52,65	26,63	57,42	21,18	74,03
Rujan		19,73	69,80	16,40	74,13	17,36	80,85

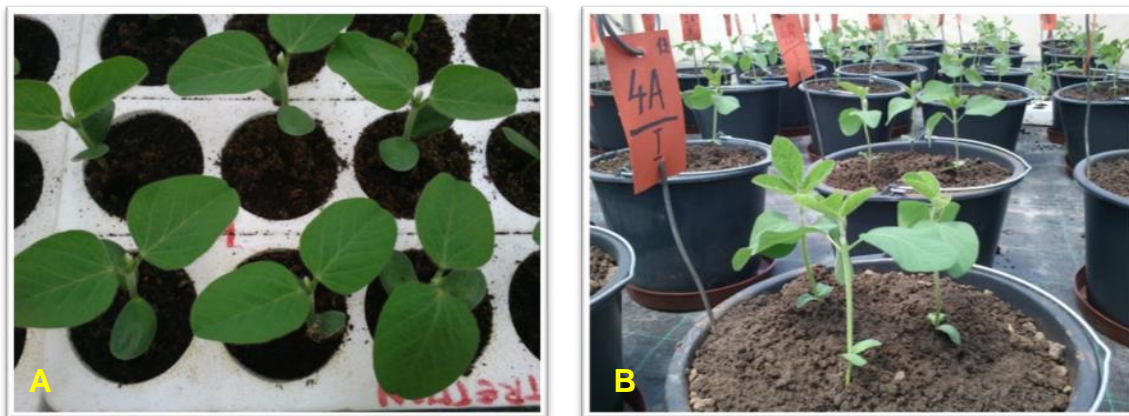
2.3. Opis eksperimenta

U prvoj godini istraživanja (2012.) testirano je 13 genotipova, a u drugoj i trećoj godini istraživanja (2013. i 2014.) dva odabrana genotipa u pokusu postavljenom prema slučajnom blok rasporedu s dva tretmana i tri ponavljanja. Prvi tretman predstavljao je biljke soje uzgajane u optimalnim uvjetima zasićenosti tla vodom (80 % poljskog vodnog kapaciteta - PVK). Biljke u drugom tretmanu su bile podvrgnute stresu izazvanom nedostatkom vode (50 % PVK) u tri različite faze razvoja: 1. faza - početak cvatnje (R₁), početak formiranja mahuna (R₃) i puni razvoj (nalijevanje) sjemena (R₆) (Fehr i Caviness, 1977). Tretman suše je 2013. i 2014. godine primijenjen u svakoj razvojnoj fazi posebno i na odvojenom setu biljaka te su potom izvršena mjerenja.

Relativni sadržaj vode u listu, koncentracija produkata peroksidacije lipida, koncentracija fotosintetskih pigmenta i akumulacija regulatornih fotosintetskih proteina mjereni su na listovima soje uzorkovanim neposredno nakon mjerenja fluorescencije klorofila *a*. U 2012. godini je fluorescencija klorofila *a* mjerena jednom nakon što je sadržaj vode u tlu pao na 50 % PVK u svakoj od ispitivanih faza razvoja i to u R₁ fazi 19. lipnja, u R₃ fazi 31. srpnja, a u R₆ fazi 23. kolovoza. Iduće dvije godine istraživanja su mjerenja i uzorkovanja započela sa prvim danom zasušivanja pa sve dok sadržaj vode u tlu nije dosegao 50 % PVK što je 2013. godine u R₁ fazi bilo od 3. do 5. srpnja, u R₃ fazi od 22. do 26. srpnja i u R₆ fazi od 2. do 6. rujna, dok su 2014. godine mjerenja i uzorkovanja izvršena u R₁ fazi od 23. do 27. lipnja, u R₃ fazi od 14. do 18. srpnja i u R₆ fazi od 25. do 29. kolovoza.

2.4. Uzgoj presadnica

Za drugu i treću godinu istraživanja (2013. i 2014.) odabrana su dva genotipa soje (OS-211 i Korana) koja su pokazala najveće razlike u tolerantnosti na stres izazvan sušom prema mjerenjima parametara fotosintetske učinkovitosti i prinosa zrna. Sorta Korana je vrlo rana sorta 00 grupe zriobe dužine vegetacije 115-125 dana, dok je OS-211 kasna linija I grupe zriobe s dužinom vegetacijom od 130 do 135 dana. Zbog razlike u dužini vegetacije biljke su uzgajane u dva roka sjetve u kontejnerima sa supstratom za presadnice, te su nakon razvoja prvih pravih listova presađene u vegetacijske posude. Sjetva je 2012. godine obavljena 9. svibnja, 2013. godine 7. svibnja (OS-211) i 20. svibnja (Korana), a 2014. godine 5. svibnja (OS-211) i 16. svibnja (Korana).



Slika 5. Presadnice soje u kontejnerima (A) i nakon presađivanja u vegetacijske posude (B). (Foto: A. Josipović)

2.5. Vodni režim tretmana

Redovitim vaganjem vegetacijskih posuda utvrđivano je trenutno stanje vlage u tlu i sukladno tome dodavana je potrebna količina vode kako bi vlažnost tla u kontroli bila održavana na 80 % PVK tijekom trajanja cijelog pokusa dok je za tretman suše u određenim fazama razvoja biljkama uskraćivana voda dok sadržaj vode u tlu ne bi pao na 50 % PVK. Sadržaj vode u tlu mjereno je svaki dan kao razlika između sadržaja vode (težina posude s biljnom masom) na 100 % PVK i gubitka vode transpiracijom i evapotranspiracijom tijekom 24 sata od zadnjeg vaganja.

Fluorescencija klorofila *a*, relativni sadržaj vode u listu, koncentracija produkata peroksidacije lipida i koncentracija fotosintetskih pigmenata na listu soje mjereni su svaki dan od početka zasušivanja do postizanja vlage od 50 % PVK u tretmanu suše, kao i u kontroli. Nakon završetka mjerenja biljke su u oba tretmana održavane na 80 % PVK do kraja vegetacije tj. fiziološke zriobe i žetve nakon koje je izvršena analiza komponenti prinosa. Zasušivanje i potrebna mjerenja su 2013. i 2014. godine odrađena u svakoj od odabranih faza razvoja na posebnom setu biljaka tako da je svaki skup biljaka bio podvrgnut stresu suše samo jednom i to u određenoj fazi razvoja.

U prvoj fazi razvoja (R₁) 2013. godine zasušivanje je trajalo tri dana dok je u drugoj (R₃) i trećoj (R₆) fazi trajalo pet dana kao i u svim fazama razvoja 2014. godine. Vrlo visoka prosječna temperatura i niska relativna vlaga zraka u srpnju 2013. godine (Tablica 3) kao i mala biomasa mladih biljaka soje u R₁ fazi razvoja dovela je do ubrzane evapotranspiracije i naglog pada PVK u vegetacijskim posudama. Iz tog razloga je zasušivanje prekinuto nakon tri dana umjesto planiranih pet jer je jedan od ciljeva pokusa bio izmjeriti i komponente prinosa, te su biljke nakon tretmana suše morale biti u mogućnosti oporaviti se od stresa i završiti vegetacijski ciklus.



Slika 6. Biljke soje trećeg dana zasušivanja (5. srpnja) u prvoj fazi (R₁) razvoja 2013. godine (Foto: A. Josipović)

2.6. Mjerenje fluorescencije klorofila *a*

Polifazni rast fluorescencije klorofila *a* mjereno je uređajem Handy Plant Efficiency Analyser (PEA, Hansatech, Engleska). Uređaj ima visoku vremensku rezoluciju (10 μ s) i bilježi promjene u intenzitetu fluorescencije počevši od 50 μ s nakon osvjetljavanja (Strasser i sur., 1995). Mjerenje je provedeno u jutarnjim satima između 7:00 i 9:00 h na srednjem listu troliske prvog od vrha potpuno razvijenog lista na biljkama soje u oba tretmana. Listovi soje su prije mjerenja prilagođeni uvjetima tame pomoću za to predviđenih kvačica (klipsa) koje su postavljene na list 30 minuta prije početka mjerenja. U uvjetima tame otvaraju se sva reakcijska središta što je preduvjet za mjerenje minimalnog intenziteta fluorescencije (F_0). Uređaj Handy PEA emitira puls crvene saturacijske svjetlosti maksimalne apsorpcije na 650 nm, $3\ 000\ \mu\text{m}_{\text{FOTONA}}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ u trajanju od 1s kojim inducira zatvaranje svih reakcijskih središta i polifazni rast fluorescencije klorofila *a*, odnosno maksimalni intenzitet fluorescencije (F_m).

Fluorescencija klorofila *a* je mjerena u kontrolnom i tretmanu suše u sva tri ponavljanja što je po genotipu i tretmanu iznosilo 9 mjerenja u 2012., 12 mjerenja u 2013. i 18 mjerenja u 2014. godini. Podatci dobiveni mjerenjem fluorescencije klorofila *a* upotrijebljeni su za izračunavanje parametara OJIP-testa opisanih u Tablici 4.

Neposredno nakon mjerenja fluorescencije klorofila *a* isti listovi soje su uzorkovani i upotrijebljeni za određivanje relativnog sadržaja vode (engl. *Relative Water Content* – RWC) u listu, koncentracije produkata peroksidacije lipida, koncentracije fotosintetskih pigmenata i izolaciju topivih i membranskih proteina. Nakon uzorkovanja listovi su izolirani u plastične vrećice i čuvani u prijenosnom hladnjaku do početka analiza.

Tablica 4. Parametri OJIP testa i mjerenja polifaznog rasta fluorescencije klorofila *a*.

Parametar	Značenje	Formula
PI_{ABS}	Indeks fotosintetske učinkovitosti	$PI_{ABS} = (RC/ABS) \times (TR_o/DI_o) \times [ET_o/(TR_o-ET_o)]$
$TR_o/ABS = F_v/F_m$	Maksimalni kvantni prinos fotosustava II	$F_v/F_m = [1 - F_o/F_m]$
ABS/RC	Apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu (RC)	$ABS/RC = M_o \times (1/V_J) \times [1/(F_v/F_m)]$
TR_o/RC	Protok uhvaćenih fotona po aktivnom RC	$TR_o/RC = M_o \times (1/V_J)$
ET_o/RC	Prijenos elektrona po aktivnom RC	$ET_o/RC = M_o \times (1/V_J) \times (1-V_J)$
DI_o/RC	Rasipanje energije po aktivnom RC	$DI_o/RC = (ABS/RC) - (TR_o/RC)$
RC/CS_o	Gustoća aktivnih reakcijskih središta	$RC/CS_o = F_v/F_m \times (V_J/M_o) \times ABS/CS_o$
RC/ABS	Omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila	$RC/ABS = [(F_J-F_o) / 4(F_{300\mu s}-F_o)] \times (F_v/F_m)$
TR_o/DI_o	Omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije	$TR_o/DI_o = F_v/F_o$
$ET_o/(TR_o-ET_o)$	Prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A	$ET_o/(TR_o-ET_o) = (F_m-F_J) / (F_J-F_o)$
V_J	Varijabilna fluorescencija na J stupnju	$V_J = (F_J-F_o) / (F_m-F_o)$
V_I	Varijabilna fluorescencija na I stupnju	$V_I = (F_I-F_o) / (F_m-F_o)$

2.7. Određivanje relativnog sadržaja vode u listu

Komadić lisnog tkiva dimenzija 1 cm^2 uzimao se s pet listova od svakog genotipa zasebno u kontroli i u tretmanu suše. Uzeti uzorci su odmah izvagani (*Mettler Toledo, Canada*) kako bi dobili masu svježe tvari (engl. *Fresh Weight - FW*) i prebačeni u plastične kivete s destiliranom vodom koje su 24 h držane u hladnjaku na $8 \text{ }^\circ\text{C}$. Komadići lista izvađeni iz vode i posušeni staničevinom ponovno su vagani kako bi dobili vrijednosti maksimalnog turgora tkiva (engl. *Turgid Weight - TW*) i nakon toga stavljeni na sušenje na $105 \text{ }^\circ\text{C}$ kroz 24 h (*ST-01/02, Instrumentaria,*

Zagreb). Nakon sušenja uzorci su ponovno izvagani čime smo dobili masu suhe tvari (engl. *Dry Weight* - DW). Svaki uzorak mjeran je u pet ponavljanja, a rezultati su izraženi u postotcima. Konačna vrijednost RWC-a izračunata je prema sljedećoj formuli:

$$\text{RWC (\%)} = (\text{FW} - \text{DW}) / (\text{TW} - \text{DW}) \times 100$$

gdje je FW = masa svježe tvari u gramima; DW = masa suhe tvari u gramima i TW = turgidna masa u gramima.

2.8. Određivanje razine lipidne peroksidacije

Svježi listovi soje (pet listova od svakog genotipa za kontrolu i pet za tretman suše) usitnjeni su u tarioniku uz dodavanje tekućeg dušika. Približno 0,2 g usitnjenog biljnog tkiva ekstrahirano je uz pomoć 1 ml 0,1 %-tne trikloroetene kiseline (TCA) i centrifugirano (*Hettich Zentrifugen Universal 320R, Njemačka*) 10 min na 10 000 rpm pri temperaturi od 4°C. Nakon čega je odvojeno 0,5 ml supernatanta kojem je dodan 1 ml 0,5 %-tne tiobarbiturine kiseline (TBA) u 20 %-tnoj TCA. Otopina je zatim 30 minuta zagrijavana na 95°C u termomikseru, ohlađena na ledu te centrifugirana na 14 000 rpm pri temperaturi od 4°C tijekom 15 minuta. Odvojen supernatant se koristio za spektrofotometrijsko mjerenje (*Analytikjena, Specord 200, Njemačka*), a kao slijepa proba korištena je otopina 0,5 %-tne tiobarbiturine kiseline (TBA) u 20 %-tnoj TCA. Očitane apsorbancije na 532 i 600 nm i ekstinkcijski koeficijent 155 mM⁻¹cm⁻¹ (Verma i Dubey, 2003) korišteni su u izračunu prema navedenoj formuli:

$$\text{TBARS} = [(A_{532} - A_{600} / 155) / m] \times 10^3.$$

gdje je m = masa uzorka u gramima; A₅₃₂ = apsorbancija pri valnoj duljini 532 nm i A₆₀₀ = apsorbancija pri valnoj duljini 600 nm.

Mjerenje je izvršeno na pet uzoraka po genotipu s tim da je svaki uzorak izmjeren u pet ponavljanja iz kojih je izračunata prosječna vrijednost. Koncentracija produkata peroksidacije lipida izražena je kao količina (nmol) reaktivnih supstanci tiobarbiturine kiseline (TBARS) po gramu svježe tvari.

2.9. Određivanje koncentracije fotosintetskih pigmenata

Tkivo za analizu koncentracije fotosintetskih pigmenta (pet listova od svakog genotipa za kontrolu i pet za tretman suše) usitnjeno je u tekućem dušiku do finog praha uz dodatak magnezijevog hidrogenkarbonata (MgHCO_3). Nakon toga je prebačeno u Eppendorf tubice i izvagano na analitičkoj vagi ($\approx 0,1$ g) u pet ponavljanja po uzorku. Usitnjeno tkivo je uz pomoć 1 mL hladnog acetona ekstrahirano 15 minuta na ledu uz povremeno miješanje. Supernatant s ekstrahiranim pigmentima je odvojen centrifugiranjem na 14 000 rpm u trajanju od 10 minuta na temperaturi od 4°C te zatim dekantiran u plastičnu graduiranu epruvetu. Reekstrakcija po istom postupku ponavljana je više puta dok talog nije postao potpuno obezbojen. Prije samog mjerenja očitana je ukupni volumen spojenih supernatanta iz svih reekstrakcija. Ekstrakt je zatim pretočen u staklenu kivetu te je koncentracija fotosintetskih pigmenta određena spektrofotometrijskim mjerenjem apsorbancija pri valnim duljinama od 661,6, 644,8 i 470 nm. Koncentracija fotosintetskih pigmenta je mjerena na pet uzoraka po genotipu, a svaki uzorak je izmjeren u pet ponavljanja iz kojih je izračunata prosječna vrijednost. Izražena je u mg/g svježe tvari, a za izračun su korišteni ekstinkcijski koeficijenti prema Lichtenthaleru (1987):

$$\text{Chl } a = (11,24 \times A_{662} - 2,04 \times A_{645}) \times V / m \times 10^3;$$

$$\text{Chl } b = (20,13 \times A_{645} - 4,19 \times A_{662}) \times V / m \times 10^3;$$

gdje je Chl *a* = koncentracija klorofila *a* u mg/g svježe tvari uzorka; Chl *b* = koncentracija klorofila *b* u mg/g svježe tvari uzorka; *V* = ukupni volumen ekstrakta fotosintetskih pigmenta u mililitrima (mL); *m* = masa uzorka (svježa tvar) u gramima (g); A_{645} = apsorbancija pri valnoj duljini 645 nm i A_{662} = apsorbancija pri valnoj duljini 662 nm.

2.10. Imunodetekcija proteina D1, citokrom *f* i Rubisco LSU

2.10.1. Izolacija topivih i membranskih proteina

Skupni uzorak listova soje (pet listova od svakog genotipa za kontrolu i pet za tretman suše) usitnjen je do praha u tarioniku pomoću tekućeg dušika. Približno 0,5 g praha je preneseno u prethodno izvagano Eppendorff tubicu u koju je zatim dodan 1 ml vrućeg (80°C) ekstrakcijskog pufera navedenog sastava: 0,1 M Tris/HCl pufer (pH 8,0), 4,5 %-tni detergent SDS (natrijev dodecilsulfat), 25 %-tni glicerol i 0,01 M reducirajući agens DTT (ditiotreitol). Ekstrakcija se odvijala na temperaturi od 80°C u termomikseru (*Termomixer compact, Eppendorff*) uz miješanje, tijekom 10 minuta. Uzorci su zatim ohlađeni na ledu i 10 minuta centrifugirani na 14 000 rpm pri

temperaturi od 4 °C. Supernatant je potom mikropipetom odvajan u novu tubicu, a postupak ekstrakcije ponovljen s 1 ml istog pufera dodanim na kruti talog u istim temperaturnim uvjetima. Supernatanti dvije ekstrakcije su spojeni nakon čega je određena je koncentracija prisutnih proteina, a dobiveni ekstrakt korišten je prilikom elektroforeze.

2.10.2. Spektrofotometrijsko određivanje koncentracije proteina

Koncentracija proteina u uzorcima mjerena je metodom prema Bradfordu (1976). Ova metoda se temelji na reakciji otopljenih proteina s reagensom Coomassie briljant plavo G-250 (engl. *Coomassie Brilliant Blue*, CBB) u kiselom mediju pri čemu dolazi do vezanja anionske boje za NH₃ skupine proteina, što rezultira promjenom boje reagensa iz smeđe u plavu i brzog pomaka maksimuma apsorpcije od 465 nm na 595 nm. Smatra se da su za vezanje boje CBB na proteine ključne elektrostatske sile koje u kiseloj sredini vežu sulfatne skupine boje i bazične aminokiselinske ostatke polipeptida.

Apsorbancija smjese proteinskog ekstrakta i Bradford radne otopine koja sadrži boju mjerena je pri valnoj duljini od 595 nm. Bradford radna otopina pripravljena je miješanjem 3 ml 95 %-tnog etilnog alkohola, 6 ml 88 %-tne ortofosforne kiseline, 6 ml Bradford matične otopine i destilirane vode do 100 ml. Za Bradford matičnu otopinu 87,5 mg CBB G-250 otopljeno je u 25 ml 95 %-tnog etilnog alkohola čemu je dodano 50 ml 88 %-tne ortofosforne kiseline.

Koncentracija proteina određena je na pet uzoraka po genotipu, a svaki uzorak izmjeren je u pet ponavljanja iz kojih je izračunata prosječna vrijednost za svaki uzorak posebno. Na temelju standardne krivulje dobivene mjerenjem apsorpcije niza razrijeđenja, poznatih koncentracija albumina goveđeg seruma (engl. *Bovine Serum Albumin*, BSA), izračunata je konačna koncentracija proteina koja je izražena kao µgµl⁻¹ ekstrakta. Ove koncentracije proteina korištene su za izračun količine proteina za SDS-elektroforezu.

2.10.3. Denaturirajuća diskontinuirana elektroforeza u poliakrilamidnom gelu (SDS - PAGE)

Topivi i membranski proteini razdvojeni su pomoću denaturirajuće diskontinuirane elektroforeze u 12 %-tnom poliakrilamidnom gelu (Laemmli, 1970) uz dodatak natrij dodecil-sulfata (engl. *Sodium Dodecyl Sulfate*, SDS).

Za imunodetekciju proteina Rubisco LSU i D1 proteinski ekstrakt je sadržavao 10 µg proteina, a za Cyt *f* 30 µg proteina. Svakom proteinskom uzorku, volumena 5 do 8 µL, dodan je 1 µL Laemmli koncentriranog pufera za nanošenje uzoraka sljedećeg

sastava: 2,5 ml 1,5 M Tris/HCl (pH 6,8), 1,2 g SDS-a, 3 ml glicerola, 20 mg bromfenol plavila i 1,2 ml 2-merkaptoetanol, nakon čega je uzorak dopunjen destiliranom vodom do ukupnog volumena od 10 μ L i kratko promiješan na vibracijskoj miješalici te zatim denaturiran u termomikseru na 95°C tijekom 5 minuta. Nakon hlađenja na ledu uzorci su Hamilton iglom nanješeni u jažice gela. Uz njih je na gel dodana i marker mješavina proteina poznatih molekularnih masa (*Prestained SDS marker, Bio Rad*). Prolazak proteina kroz gel za sabijanje i nakon toga gel za razdvajanje trajao je približno 150 minuta. Pri tome je tijekom prvih 30 minuta prolaska proteina kroz gel za sabijanje elektroforeza tekla pri jakosti struje od 15 mA, a nakon toga pri konstantnoj jakosti struje od 20 mA, sve dok boja nije dosegnula dno gela.

2.10.4. Imunodetekcija proteina *Western blot* analizom

Pomoću *Western blot* analize detektirana su tri proteina: D₁ - protein aktivnih reakcijskih središta fotosustava II, LSU (engl. *Large Subunit*) - velika podjedinica Rubisco-a i glavni enzim Calvinovog ciklusa te citokrom *f* - polipeptidna podjedinica citokrom *b₆f* kompleksa koja sudjeluje u prijenosu elektrona.

2.10.4.1. Prijenos i bojanje proteina na membrani

Nakon razdvajanja elektroforezom proteini su tehnikom *Western blot* prenešeni na nitroceluloznu membranu (*Bio rad*) prema metodi Towbin i sur. (1979). Za prijenos je korišten sustav Fastblot B 43 te anodni i katodni pufer. Poliakrilamidni gel se uz zibanje inkubirao u katodnom puferu (20 mM Tris, 150 mM glicin, 0,1 %-tni SDS) za prijenos, a nitrocelulozna membrana potrebna za prijenos je izrezana prema dimenzijama gela i uronjena na 5 minuta u anodni pufer (20 mM Tris, 150 mM glicin, 30 %-tni metanol). Nakon toga se slagao „sendvič“ za prijenos: anoda (+), filter papir kratko namočen u anodni pufer, membrana, gel, filter papir kratko namočen u katodni pufer, katoda (-). Kako bi prijenos bio potpun pažljivim valjanjem staklenog štapića preko filter papira istisnut je zrak između gela i membrane, a na poklopac katode stavljeno je opterećenje od 2 kg. Prijenos je trajao dva sata u hladnjaku na temperaturi od 4°C i pri konstantnoj jakosti struje od 0,65 mA po cm² membrane.

Uspješnost prijenosa provjerena je bojanjem membrane otopinom Ponceau (0,2 %-tni Ponceau S u 3 %-tnoj TCA) u vremenu od 10 minuta uz zibanje, a proteinske pruge postale su vidljive ispiranjem u destiliranoj vodi.

2.10.4.2. Imunodetekcija proteina

Nakon bojanja, nitrocelulozna membrana je preko noći inkubirana na 4°C u otopini 5 %-nog nemasnog mlijeka u prahu i TBST pufera za blokiranje sljedećeg sastava: 6,06 Tris i 8,8 g NaCl otopljenih u 1000 ml destilirane vode, pH vrijednost podešena je na 7,5 sa 5 M HCl i na kraju je dodan 1 ml Tween-a 20.

Nakon blokiranja membrana je inkubirana u primarnim protutijelima razrijeđenim u otopini za blokiranje 1:5000, tijekom 2 sata na sobnoj temperaturi. Za detekciju proteina D₁ korišten je anti-PsbA, za Rubisco LSU anti-RbcL, a za detekciju citokroma *f* anti-Cyt *f* (*Agrisera*). Nakon toga membrana je isprana s po 10 ml TBST pufera 3×5 minuta kako bi se uklonila nevezana protutijela. Membrana je zatim 2 sata inkubirana u prethodno, 1:10000 razrijeđenim sekundarnim protutijelima u otopini peroksidaze iz hrena na sobnoj temperaturi. Ponovno je ispirana TBST puferom 3×5 minuta, a sva ispiranja, ali i inkubacije odrađene su uz konstantno zibanje.

Vizualizacija proteinskih pruga provedena je metodom kemiluminiscencije u tamnoj komori. Korišten je komercijalni supstrat za detekciju *Lumi-Light Western Blotting Substrate, Roche*. Nakon nanošenja supstrata za detekciju koji se sastoji od luminola i vodikovog peroksida membrana je inkubirana između dvije prozirne folije tijekom 5 minuta. Nakon inkubacije supstrat je istisnut, a membrana prislonjena na fotografski film (*Medical X-Ray Film Blue, Agfa*) izrezan prema veličini membrane. Ekspoziranje filma je trajalo jednu minutu u za to predviđenoj kazeti. Film je razvijen i fiksiran standardnom metodom (*Dentus D i F, Agfa*), a ovisno o jačini signala određeno je trajanje sljedeće ekspozicije. Filmovi su skenirani, a proteinske pruge kvantificirane denzitometriranjem kako bi se odredila njihova relativna gustoća (Taylor i sur., 2013) u programu Kodak 1D Image Analysis (*Sigma-Aldrich Chemie GmbH*).

2.11. Mjerenje komponenti prinosa

Komponente prinosa mjerene su u oba tretmana u sva tri ponavljanja na svakoj biljci u vegetacijskoj posudi što je po genotipu i tretmanu iznosilo 9 mjerenja u 2012., 18 mjerenja u 2013. i 27 mjerenja u 2014. godini. Komponente prinosa mjerene u ovom pokusu obuhvaćaju visinu biljke, broj etaža po biljci, broj mahuna po biljci, broj zrna po biljci, masu zrna i žetveni indeks. Ukupna masa zrele biljke bez korijena izražena je u gramima i mjerena je kako bi se mogao izračunati žetveni indeks. Prinos po genotipu izražen je kao srednja vrijednost mase zrna (grama/posudi) dobivena iz sva tri ponavljanja.

Visina biljke mjerena je na nadzemnom dijelu biljke od razine tla do vrha zadnje etaže. Broj etaža po biljci ubrajao je sve plodne i neplodne etaže na biljci. Broj mahuna po biljci odnosio se na sve pune i prazne mahuna na biljci. Broj zrna po

biljci odnosio se na sva zdrava, bolesna ili štura zrna na biljci. Masa zrna označava masu ukupnog broja zrna po biljci i izražena je u gramima. Žetveni indeks (ŽI) izračunat je kao omjer mase zrna (MZ) i ukupne zrakosuhe mase zrele biljke (ZMB) prema sljedećoj formuli te je izražen u postocima (%).

$$\text{ŽI} = \text{MZ} / \text{ZMB} \times 100$$

2.12. Statističke analize

U prvoj godini istraživanja (2012.) analizirano je 13 genotipova soje. Analiza varijance (ANOVA) i Fisherov LSD test korišteni su za testiranje razlika u prinosu zrna, a klaster analiza je upotrijebljena za kategorizaciju, odnosno klasifikaciju genotipova soje (objekata) s obzirom na njihovu različitost u vrijednostima parametara fotosintetske učinkovitosti (varijable) mjerenih u kontroli i tretmanu suše. Mjera udaljenosti bila je standardna Euklidska udaljenost (engl. *Euclidean distance*) koja se računa kao kvadratni korijen iz sume kvadriranih razlika vrijednosti svake varijable. Od metoda za povezivanje objekata u klastere korišteno je jednostruko povezivanje (engl. *single linkage*) ili metoda najbližeg susjeda (engl. *nearest neighbour*) koja se temelji se na tome da su prva dva objekta koja se povezuju u klaster ona dva koja imaju najmanju međusobnu udaljenost. Udaljenost između svakog novog klastera i pojedinog objekta određuje se kao najmanja udaljenost između tog objekta i članova već formiranog klastera. U svakom od sljedećih koraka udaljenost dva klastera određuje se kao udaljenost njihova dva najbliža člana (Yim i Ramdeen, 2015). Formiranje klastera između genotipova grafički je prikazano dijagramom u obliku stabla (dendrogram).

Iduće dvije godine istraživanja (2013. i 2014.) mjerenja su vršena na dva odabrana genotipa. Za analizu kvantitativnih podataka dobivenih mjerenjem fluorescencije klorofila *a* i biokemijskim analizama korištena je trofaktorijalna analiza varijance, pri čemu su izvori varijacije bili genotip (OS-211 i Korana), tretman (kontrola i tretman suše), dan mjerenja (1. do 3. u prvoj fazi i 1. do 5. u drugoj i trećoj fazi 2013. godine i u sve tri faze 2014. godine) te njihove interakcije. Za svaku od istraživanih faza razvoja (1. faza - početak cvatnje (R₁), 2. faza - početak formiranja mahuna (R₃) i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena (R₆)) rađena je zasebna analiza varijance. Izvori varijacije ANOVA-e za komponente prinosa bili su faza razvoja, tretman, genotip i njihove interakcije.

Od *post hoc* testova korišteni su Fisherov LSD (engl. *Least Significant Difference*) i Tukey HSD (engl. *Honestly Significant Difference*) test na razini značajnosti od 0,05. LSD testom utvrđene su razlike između genotipova soje za svojstvo prinos zrna 2012.

godine, razlike između tretmana i genotipova u komponentama prinosa iz 2013. i 2014. godine, kao i razlike između prosjeka svih dana mjerenja u vrijednostima parametara fotosintetske učinkovitosti, RWC-a, TBARS-a i fotosintetskih pigmenata. Tukey HSD test je korišten za otkrivanje razlika između tretmana i dana mjerenja u vrijednostima parametara fotosintetske učinkovitosti, RWC-a, TBARS-a i fotosintetskih pigmenata posebno za svaki genotip, fazu razvoja te godinu testiranja. Navedeni parametri mogu primjetno varirati u relativno kratkim vremenskim intervalima (sati ili dani), što ovisi o uvjetima mjerenja (svjetlost, temperatura, sadržaj vlage u tlu), te je iz tog razloga korišten Tukey HSD test s obzirom na to da testira razlike između svih testiranih parova srednjih vrijednosti i učinkovito kontrolira vjerojatnost pogreške tipa I (engl. *type I error, false positive*) tj. pogrešno odbacivanje nulte hipoteze (Abdi i Williams, 2010).

Rezultati parametara fotosintetske učinkovitosti, RWC-a, TBARS-a i fotosintetskih pigmenata kao i komponenti prinosa prikazani su grafički pomoću srednjih vrijednosti i standardnih devijacija, a vrijednosti relativne gustoće regulatornih fotosintetskih proteina prikazane su kombinacijom grafikona i fotografija proteinskih pruga.

Navedene analize provedene su uz pomoć statističkog programa Statistica, StatSoft Inc., verzija 8.0 (2007) i Microsoft Office Excel-a 2010.

3. REZULTATI ISTRAŽIVANJA

Prva godina istraživanja (2012.) temeljena je na testiranju 13 genotipova soje (*Glycine max* L. (Merr.)) u stresnim uvjetima nedostatka vode kroz tri razvojne faze (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena), te odabira dva genotipa koji pokazuju najveće razlike u tolerantnosti na stres izazvan sušom prema mjerenjima fotosintetske učinkovitost lista i prinosa zrna soje. U drugoj i trećoj godini istraživanja (2013. i 2014.) su na dva izabrana genotipa u kontroli i tretmanu suše, kroz navedene tri faze razvoja mjereni polifazni porast fluorescencije klorofila *a*, relativni sadržaj vode u listu, koncentracija produkata peroksidacije lipida, koncentracija fotosintetskih pigmenata u listu te akumulacija regulatornih fotosintetskih proteina: D1, citokrom *f* i Rubisco LSU, kao i komponente prinosa zrna.

3.1. Klaster analiza genotipova soje na osnovi parametara fotosintetske učinkovitosti

Istraživanje provedeno u 2012. godini na 13 genotipova soje obuhvaćalo je 12 parametara fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS} , $TR_o/ABS = F_v/F_m$, ABS/RC , TR_o/RC , ET_o/RC , DI_o/RC , RC/CS_o , RC/ABS , TR_o/DI_o , $ET_o/(TR_o-ET_o)$, V_j i V_i) dobivenih mjerenjem fluorescencije klorofila *a* u kontrolnom i tretmanu suše. Navedeni parametri upotrijebljeni su kako bi se pomoću klaster analize na osnovu Euklidske udaljenosti i metode jednostrukog povezivanja te dendrogram prikaza vidjelo grupiranje i međusobne udaljenosti između testiranih genotipova.

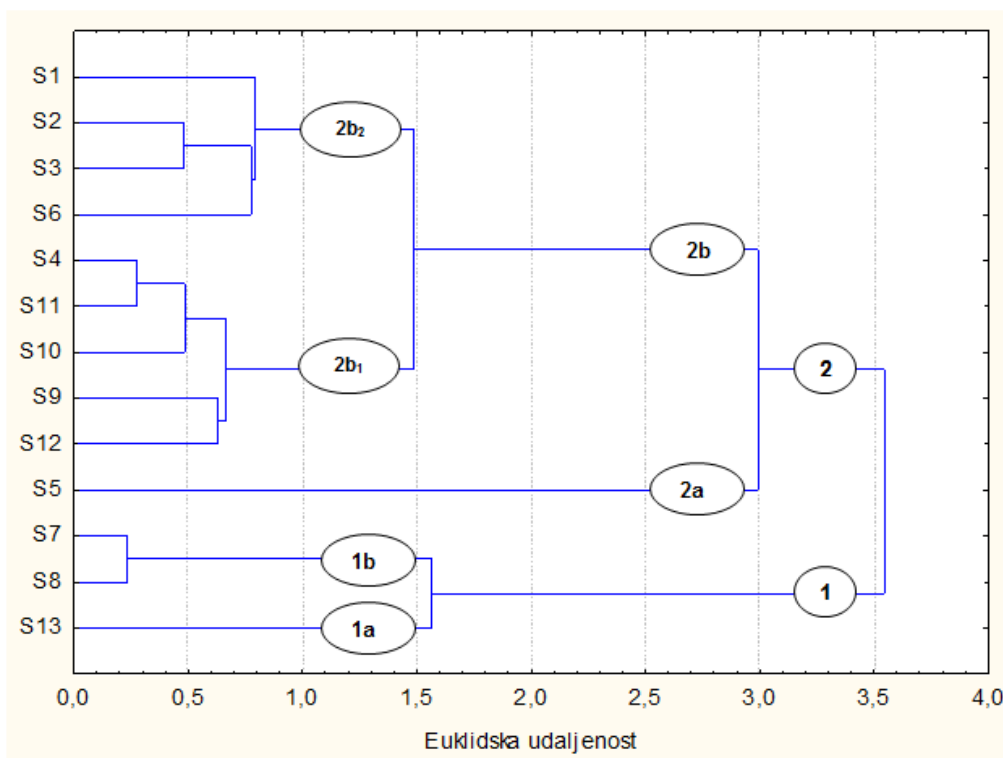
Na dendrogramu (Slika 7) je vidljivo da su genotipovi soje u kontrolnom tretmanu podijeljeni u dvije grupe (1 i 2) koje se potom dijele u dvije podgrupe (1a i 1b, 2a i 2b). Podgrupa 2b sadrži dvije dodatne podgrupe 2b₁ i 2b₂. Podgrupa 1a sadrži samo jedan genotip (S₁₃) kao i podgrupa 2a (S₅) dok podgrupa 1b ima dva genotipova (S₇ i S₈). Ostali genotipovi su svrstani u dva klastera te tako S₄, S₁₁, S₁₀, S₉ i S₁₂ čine podgrupu 2b₁, a S₁, S₂, S₃ i S₆ čine podgrupu 2b₂.

Najmanju Euklidsku udaljenost imali su genotipovi S₇ i S₈ (0,23) dok je najveća udaljenost bila prisutna između grupa 1 i 2 (3,55). Udaljenost između podgrupa 1a i 1b iznosila je 1,57, a između podgrupa 2a i 2b je 2,99. Podgrupe 2b₁ i 2b₂ su imale udaljenost od 1,48 (Slika 7).

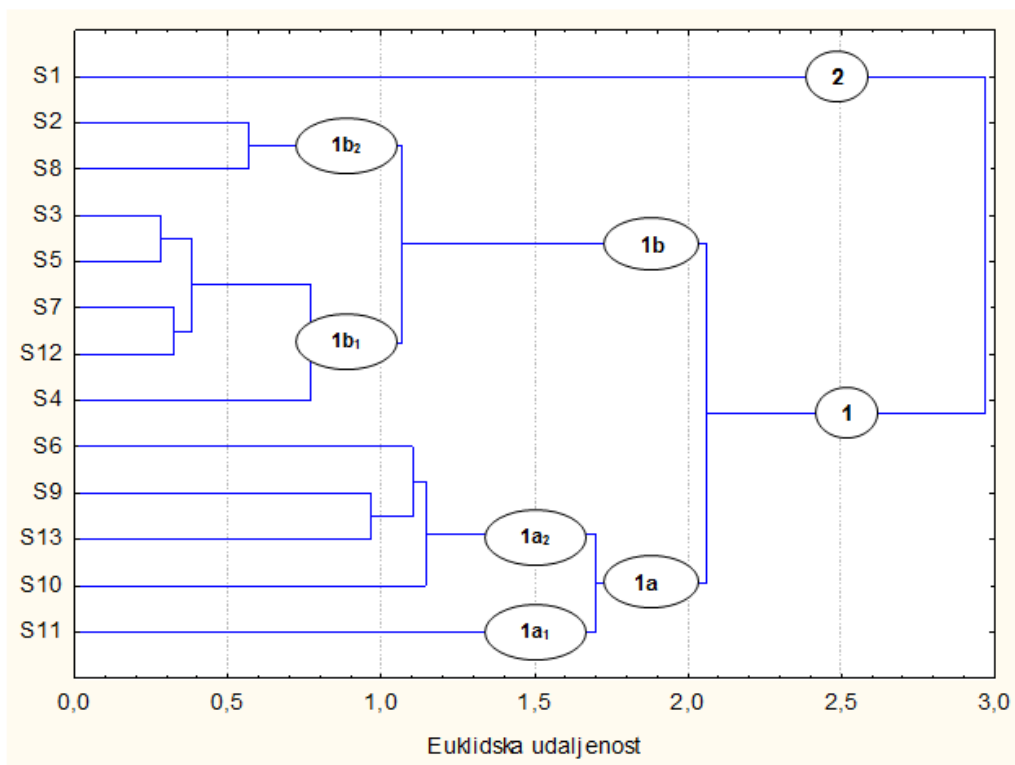
U tretmanu suše dendrogram (Slika 8) također prikazuje dvije grupe (1 i 2) s tim da grupa 2 sadrži samo jedan genotip (S₁). Grupa 1 dijeli se na dvije podgrupe, 1a i 1b

koje se potom svaka dijele na još dvije podgrupe. Podgrupa 1a₁ sadrži genotip S₁₁, a podgrupa 1a₂ genotipove S₆, S₉, S₁₃ i S₁₀. Genotipovi S₃, S₅, S₇, S₁₂ i S₄ čine podgrupu 1b₁, a genotipovi S₂ i S₈ podgrupu 1b₂.

Najmanju Euklidsku udaljenost imali su genotipovi S₃ i S₅ (0,28) dok je najveća udaljenost uočena između grupa 1 i 2 (2,97). Udaljenost između podgrupa 1a i 1b iznosila je 2,06. Podgrupe 1a₁ i 1a₂ su imale udaljenost 1,70, a podgrupe 1b₁ i 1b₂ udaljenost od 1,07 (Slika 8).



Slika 7. Dendrogram metode jednostrukog povezivanja za 13 genotipova soje (S₁-S₁₃) na osnovi vrijednosti 12 parametara fotosintetske učinkovitosti u kontroli 2012. godine.



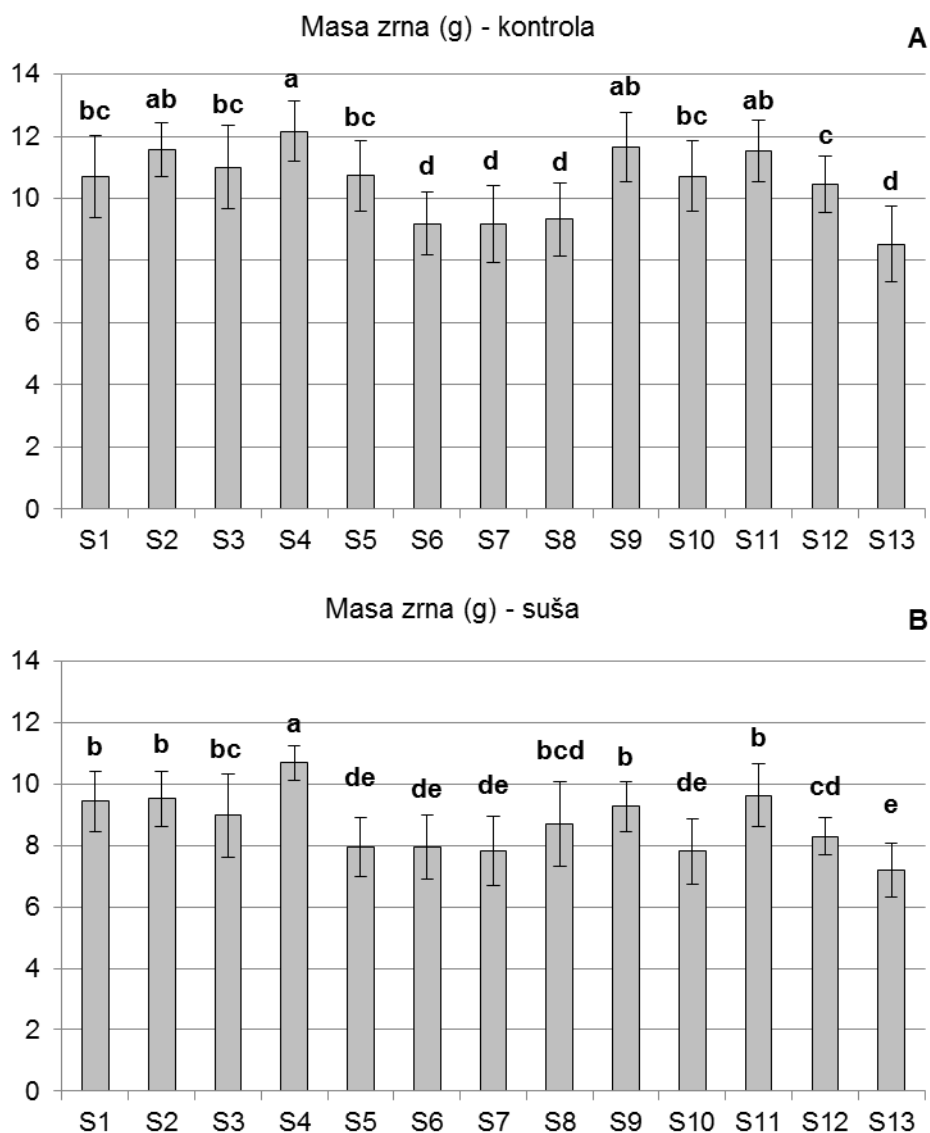
Slika 8. Dendrogram metode jednostrukog povezivanja za 13 genotipova soje (S₁-S₁₃) na osnovi vrijednosti 12 parametara fotosintetske učinkovitosti u tretmanu suše 2012. godine.

Genotipovi S₄ i S₁₃ odabrani za daljnje istraživanje u 2013. i 2014. godini su u kontrolnom tretmanu pripadali grupama s najvećom međusobnom Euklidskom udaljenosti dok je u tretmanu suše ta udaljenost bila druga najveća po veličini što pokazuje njihovu različitost prema vrijednostima parametara fotosintetske učinkovitosti.

3.2. Prinos zrna genotipova soje

Prinos genotipova soje izražen je kroz prosječnu masu zrna dobivenu mjerenjem mase zrna svake pojedine biljke iz sva tri ponavljanja u kontrolnom i tretmanu suše. Analizom varijance utvrđena je značajna razlika između genotipova i tretmana (Tablica 24 u Prilozima), a vrijednosti mase zrna u kontrolnom tretmanu bile su značajno više u odnosu na tretman suše. Fisherovim LSD testom testiran je svaki tretman zasebno kako bi se vidjele razlike u prinosu između genotipova unutar tretmana. Najmanju prosječnu vrijednost mase zrna imao je genotip S₁₃ sa 8,46 g u kontrolnom (Slika 9A) i 7,31 g u tretmanu suše (Slika 9B), a najveću prosječnu

vrijednost mase zrna u kontrolnom tretmanu imao je genotip S4 (12,15 g) (Slika 9A), kao i u tretmanu suše (10,70 g) (Slika 9B) (Tablica 25 u Prilogu).



Slika 9. Srednje vrijednosti i standardne devijacije mase zrna 13 genotipova soje izražene u gramima u kontrolnom (A), $LSD = 1,39$ i tretmanu suše (B), $LSD = 0,94$ iz 2012. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu ($p < 0,05$).

Na osnovu rezultata klaster analize parametara fotosintetske učinkovitosti i analize varijance te LSD testa prinosa zrna u kontroli i tretmanu sušom, genotipovi S4 (linija OS-211) i S13 (sorta Korana) su se značajno razlikovali u testiranim parametrima te su izdvojeni za daljnja istraživanja utjecaja stresa suše na regulatorne mehanizme fotosintetske učinkovitosti tijekom različitih faza razvoja soje.

3.3. Parametri fluorescencije klorofila *a*

Analizom varijance testirane su vrijednosti parametara fotosintetske učinkovitosti dobivene mjerenjem fluorescencije klorofila *a*, posebno u svakoj od tri faze razvoja i dvije godine istraživanja, pri čemu su izvori varijabilnosti bili genotipovi, tretmani, dane mjerenja i njihove interakcije. Tukeyjevim HSD testom testirane su razlike između tretmana i dana mjerenja posebno za svaki genotip, fazu razvoja i godinu istraživanja. Srednje vrijednosti i standardne devijacije svih analiziranih fotosintetskih parametara za sve dane mjerenja, prosjek svih dana mjerenja i razlike između prosjeka svih dana mjerenja genotipova OS-211 i Korana, u kontroli i tretmanu suše kroz sve tri faze razvoja 2013. i 2014. godine nalaze se u tablicama 26 – 31 u Prilozima.

3.3.1. Varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_J)

Analiza varijance vrijednosti parametra varijabilna fluorescencija na J stupnju u 2013. godini pokazala je da su osim interakcija genotip x mjerenje (G x M) i genotip x tretman x mjerenje (G x T x M) svi ostali izvori varijabilnosti značajno utjecali na ovaj parametar u prvoj fazi razvoja. U drugoj fazi tretman i interakcija G x T x M nisu bili značajni, dok su ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na V_J . U trećoj fazi samo interakcija genotip x tretman (G x T) nije bila značajna dok su svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na parametar V_J (Tablica 5). 2014. godine su osim interakcije G x T u prvoj fazi, svi ostali izvori izvori varijabilnosti u sve tri faze razvoja imali statistički značajan utjecaj na parametar V_J (Tablica 5).

Tablica 5. Analiza varijance za parametar varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_J) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

Izvor varijabilnosti	V_J					
	2013.					
		1. faza		2. faza		3. faza
	df	F	df	F	F	
Genotip (G)	1	34,73*	1	4,22*	740,13*	
Tretman (T)	1	70,45*	1	0,91 ^{nz}	314,87*	
Mjerenje (M)	2	11,57*	4	14,63*	49,96*	

Genotip * Tretman	1	9,07*	1	13,62*	1,77 ^{nz}
Genotip * Mjerenje	2	0,19 ^{nz}	4	7,76*	23,82*
Tretman * Mjerenje	2	13,62*	4	14,02*	10,92*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	0,82 ^{nz}	4	1,31 ^{nz}	4,04*
Pogreška	132		220		

2014.				
		1. faza	2. faza	3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F		
Genotip (G)	1	218,72*	33,92*	305,31*
Tretman (T)	1	55,65*	612,74*	133,58*
Mjerenje (M)	4	2,43*	190,53*	19,93*
Genotip * Tretman	1	1,36 ^{nz}	50,26*	38,50*
Genotip * Mjerenje	4	4,14*	2,66*	5,75*
Tretman * Mjerenje	4	75,63*	205,08*	19,87*
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	11,08*	3,05*	3,39*
Pogreška	340			

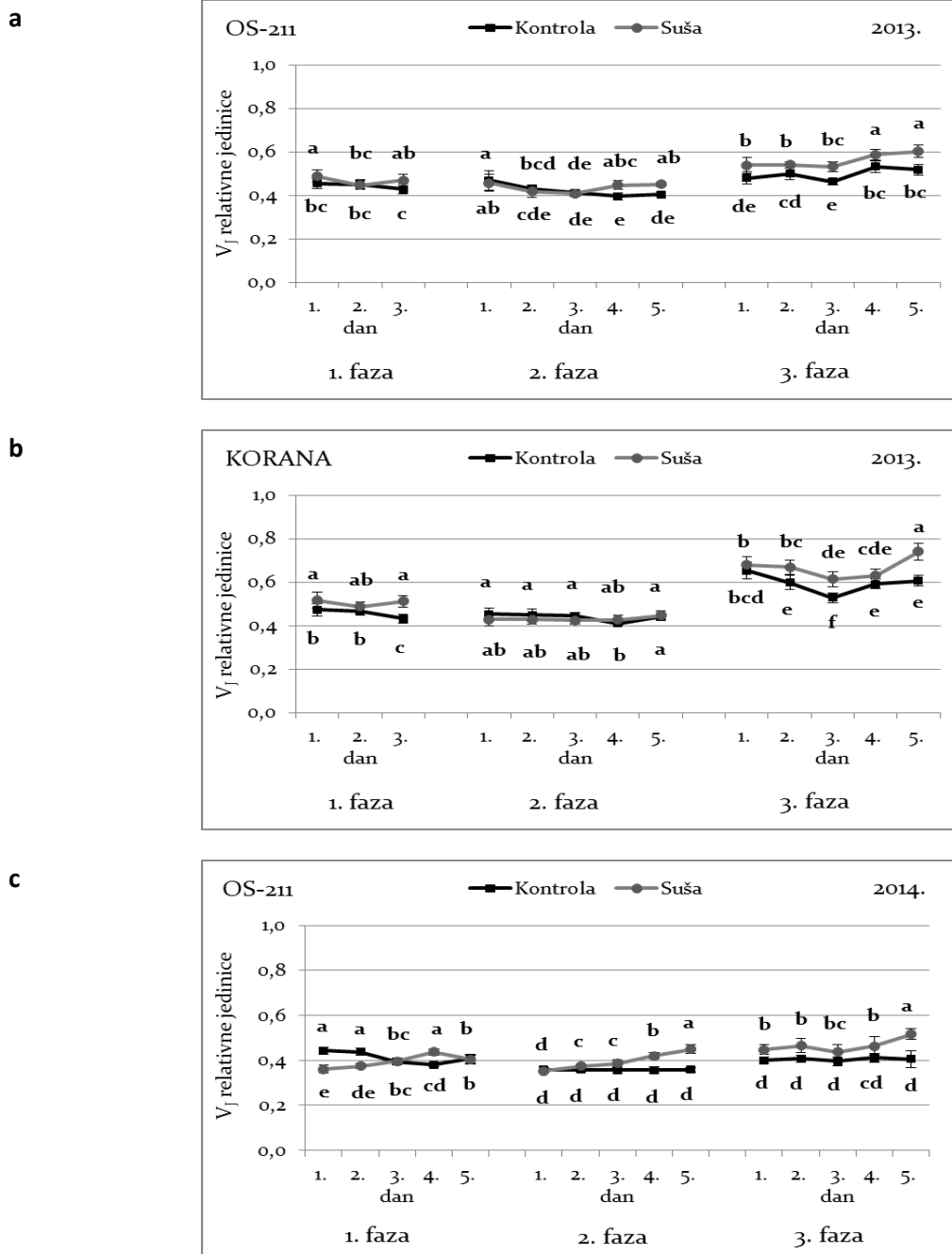
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

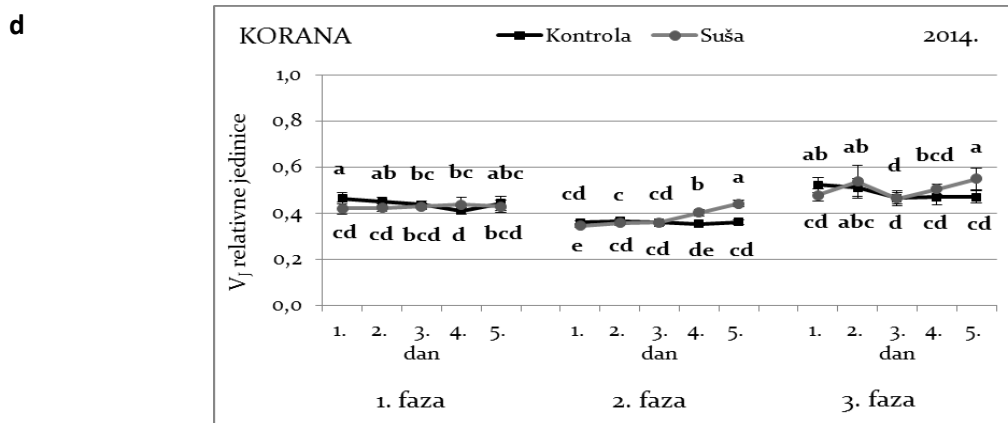
U prvoj fazi 2013. godine prvog i trećeg dana mjerenja oba genotipa su imala značajno više vrijednosti parametra V_j u tretmanu suše u odnosu na kontrolu. U drugoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše četvrtog i petog dana mjerenja dok kod Korane nije bilo značajnih razlika između tretmana sve dane mjerenja. U trećoj fazi je OS-211 imala sve dane mjerenja značajno više vrijednosti u tretmanu sušom dok se kod Korane isto pojavljuje drugog, trećeg i petog dana mjerenja (Slika 10a i 10b).

U prvoj fazi 2014. godine su oba genotipa imala značajno više vrijednosti V_j u kontroli u odnosu na tretman suše prvog i drugog dana mjerenja, dok su četvrtog dana mjerenja vrijednosti u tretmanu suše značajno porasle u odnosu na kontrolu. OS-211 je u drugoj fazi imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše od drugog do petog dana mjerenja dok je kod Korane isto vrijedilo samo četvrtog i petog dana mjerenja s tim da je prvog dana mjerenja kontrola imala značajno višu vrijednost u istoj usporedbi. U trećoj fazi je OS-211 imala sve dane mjerenja značajno više vrijednosti u tretmanu suše dok je kod Korane to bio slučaj samo petog dana mjerenja (Slika 10c i 10d).

Oba genotipa su 2013. godine, u prosjeku svih dana mjerenja, imala značajno više vrijednosti V_j u tretmanu suše u odnosu na kontrolu, OS-211 u sve tri faze razvoja, a Korana u prvoj i trećoj fazi (Tablica 26 – 28 u Prilozima), dok su 2014. godine oba genotipa imala značajno više vrijednosti V_j u tretmanu suše u drugoj i trećoj fazi

razvoja. U prvoj fazi razvoja 2014. godine su vrijednosti u tretmanu suše bile niže od kontrole, također kod oba genotipa (Tablica 29 – 31 u Prilozima).





Slika 10. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra varijabilna fluorescencija na I stupnju (V_1) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.2. Varijabilna fluorescencija na I stupnju (V_1)

Analiza varijance vrijednosti parametra varijabilna fluorescencija na I stupnju 2013. godine u prvoj fazi je pokazala da su samo tretman i interakcija $T \times M$ imali značajan utjecaj na ovaj parametar dok svi ostali izvori varijabilnosti nisu bili značajni. U drugoj fazi interakcije $G \times T$, $G \times M$ i $G \times T \times M$ nisu bile značajne dok su ostali izvori varijabilnosti pokazali značajan utjecaj na V_1 . U trećoj fazi osim interakcije $G \times T \times M$ koja nije bila značajna svi ostali izvori varijabilnosti su imali značajan utjecaj na parametar V_1 (Tablica 6).

U prvoj i drugoj fazi 2014. godine svi izvori varijabilnosti su imali značajan utjecaj na V_1 dok su u trećoj fazi, osim interakcija $G \times M$ i $G \times T \times M$, ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj (Tablica 6).

Tablica 6. Analiza varijance za parametar varijabilna fluorescencija na I stupnju (V_1) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

V_1	2013.		
	1. faza	2. faza	3. faza

Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F
Genotip (G)	1	1,75 ^{nz}	1	28,86*	158,26*
Tretman (T)	1	68,71*	1	172,08*	183,65*
Mjerenje (M)	2	0,32 ^{nz}	4	43,21*	57,44*
Genotip * Tretman	1	0,47 ^{nz}	1	0,48 ^{nz}	16,65*
Genotip * Mjerenje	2	1,28 ^{nz}	4	1,11 ^{nz}	5,61*
Tretman * Mjerenje	2	12,86*	4	50,98*	7,93*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	0,37 ^{nz}	4	1,83 ^{nz}	0,62 ^{nz}
Pogreška	132		220		

2014.					
		1. faza	2. faza	3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F			
Genotip (G)	1	220,04*	144,90*	63,12*	
Tretman (T)	1	35,77*	1613,64*	117,79*	
Mjerenje (M)	4	52,36*	281,68*	25,12*	
Genotip * Tretman	1	13,53*	39,50*	81,55*	
Genotip * Mjerenje	4	7,79*	4,68*	0,42 ^{nz}	
Tretman * Mjerenje	4	75,34*	116,53*	5,46*	
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	15,01*	3,51*	0,76 ^{nz}	
Pogreška	340				

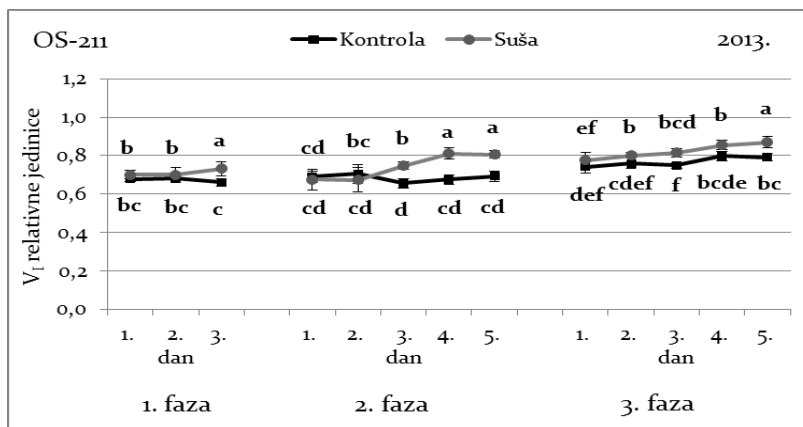
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

U prvoj fazi 2013. godine oba genotipa su imala značajno više vrijednosti parametra V_1 u tretmanu suše u odnosu na kontrolu trećeg dana mjerenja, u drugoj fazi od trećeg do petog dana mjerenja i u trećoj fazi drugog, trećeg i petog dana mjerenja (Slika 11a i 11b).

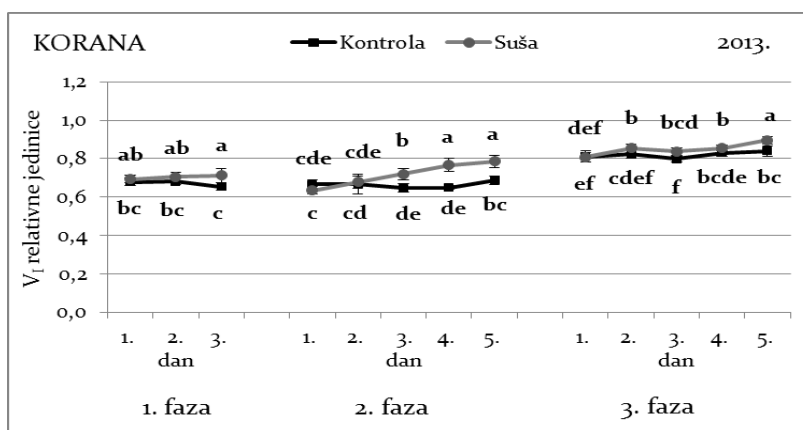
OS-211 je u prvoj fazi 2014. godine imala značajno više vrijednosti u kontroli prvog i drugog dana mjerenja, dok su od trećeg do petog dana mjerenja vrijednosti V_1 bile značajno više u tretmanu suše. Korana je također prvog dana u istoj fazi imala više vrijednosti u kontroli, a četvrtog u tretmanu suše. U drugoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše sve dane mjerenja dok se kod Korane isto pojavljuje od drugog do petog dana mjerenja. OS-211 je u trećoj fazi imala sve dane mjerenja značajno više vrijednosti u tretmanu suše, dok Korana sve dane mjerenja nije imala razlika između tretmana (Slika 11c i 11d).

Vrijednosti V_1 su, u prosjeku svih dana mjerenja, bile više u tretmanu suše kod oba genotipa u sve tri faze razvoja 2013. godine. Kod OS-211 je 2014. godine isto vrijedilo u sve tri faze, a kod Korane samo u drugoj fazi razvoja (Tablica 26 – 31 u Prilozima).

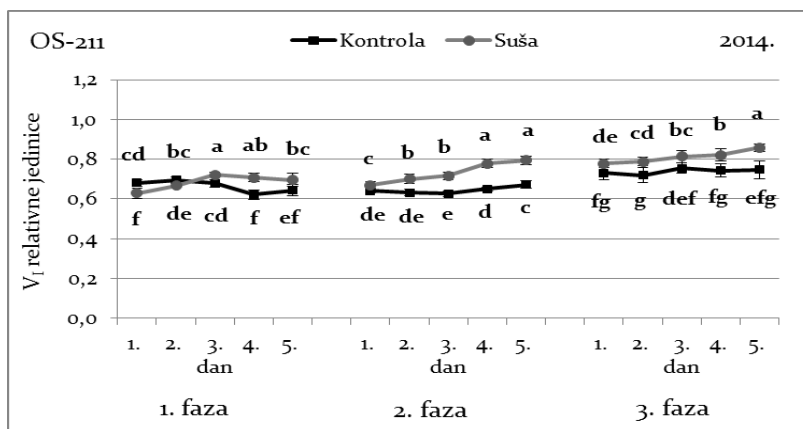
a



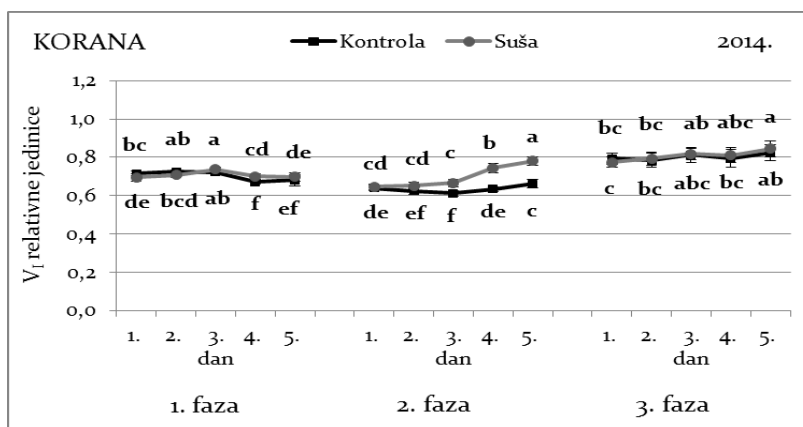
b



c



d



Slika 11. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra varijabilna fluorescencija na I stupnju (V_1) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.3. Maksimalni kvantni prinos fotosustava II ($TR_o/ABS = F_v/F_m$)

Analiza varijance za vrijednosti maksimalnog kvantnog prinosa fotosustava II u prvoj fazi 2013. godine pokazala je da su samo genotip, mjerenje i interakcija $G \times T \times M$ imali značajan utjecaj na vrijednosti parametra F_v/F_m . U drugoj fazi je također prisutan značajan utjecaj genotipa i mjerenja, kao i interakcije $T \times M$, dok su u trećoj fazi svi testirani izvori varijabilnosti i njihove interakcije imali značajan utjecaj na vrijednosti parametra F_v/F_m (Tablica 7).

U prvoj i trećoj fazi razvoja 2014. godine utjecaj interakcije $G \times T$ nije bio statistički značajan. Isto tako u drugoj fazi genotip, dok u trećoj fazi tretman nisu imali značajan utjecaj na vrijednosti parametra F_v/F_m . Svi ostali izvori varijabilnosti imali su statistički značajan utjecaj na parametar F_v/F_m u sve tri faze razvoja (Tablica 7).

Tablica 7. Analiza varijance za parametar maksimalni kvantni prinos fotosustava II (F_v/F_m) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

F_v/F_m							
2013.							
		1. faza		2. faza		3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F	F	
Genotip (G)	1	24,05*	1	45,08*	317,05*		
Tretman (T)	1	0,97 ^{nz}	1	1,42 ^{nz}	76,42*		
Mjerenje (M)	2	33,75*	4	64,88*	45,06*		
Genotip * Tretman	1	0,43 ^{nz}	1	0,01 ^{nz}	29,56*		
Genotip * Mjerenje	2	0,90 ^{nz}	4	1,61 ^{nz}	23,70*		
Tretman * Mjerenje	2	1,54 ^{nz}	4	10,80*	13,53*		
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	3,99*	4	1,88 ^{nz}	10,93*		
Pogreška	132		220				

2014.			
	1. faza	2. faza	3. faza

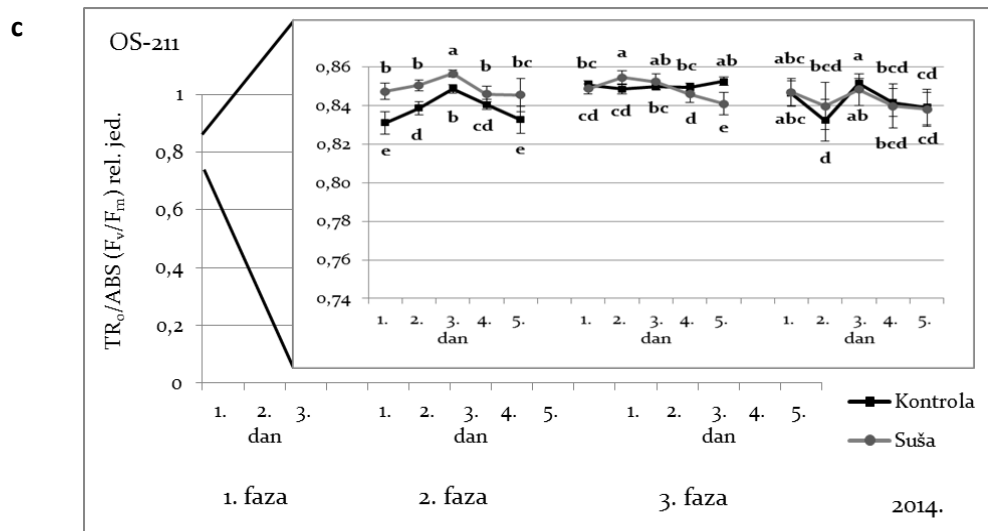
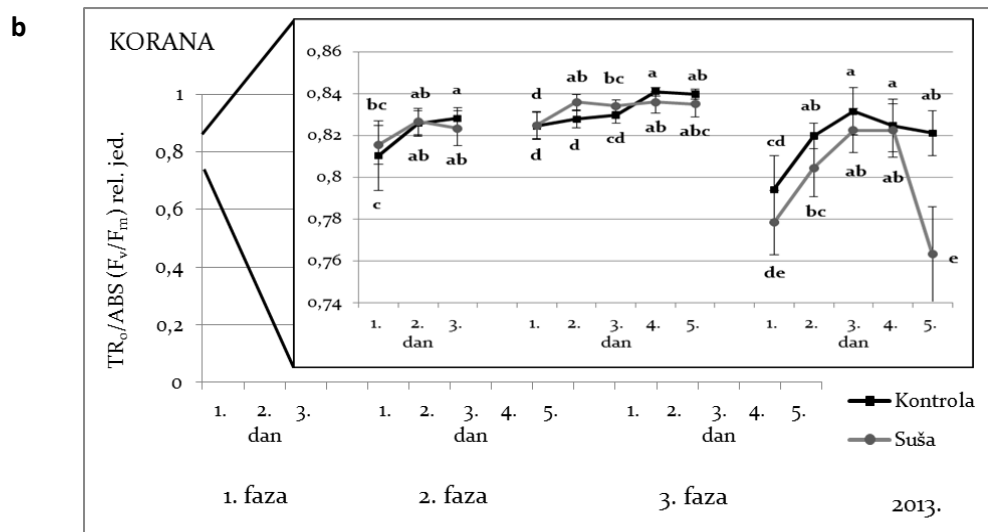
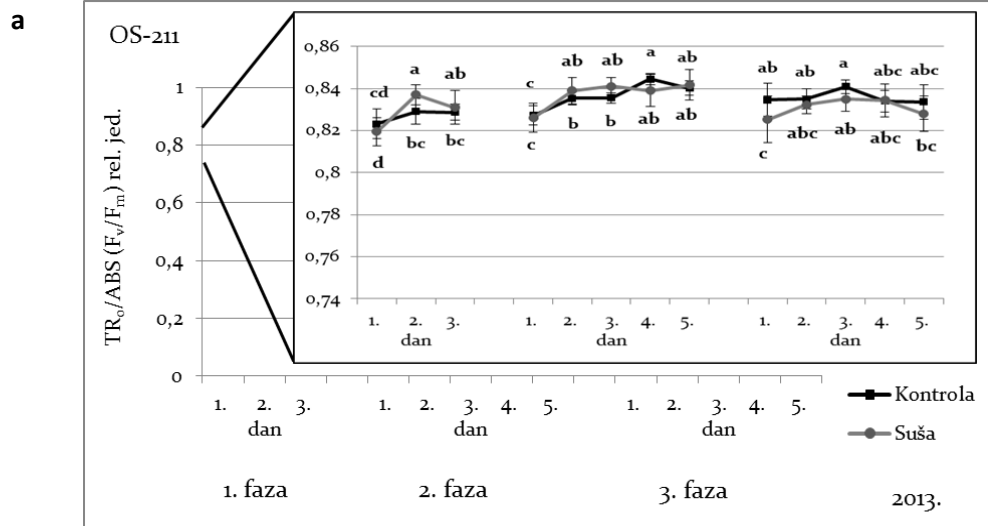
Izvor varijabilnosti	df		F	
Genotip (G)	1	164,79*	0,10 ^{nz}	18,37*
Tretman (T)	1	103,97*	106,10*	0,23 ^{nz}
Mjerenje (M)	4	74,46*	34,20*	31,19*
Genotip * Tretman	1	0,35 ^{nz}	27,02*	0,77 ^{nz}
Genotip * Mjerenje	4	15,71*	4,93*	6,63*
Tretman * Mjerenje	4	6,04*	86,33*	5,90*
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	6,84*	5,77*	4,60*
Pogreška	340			

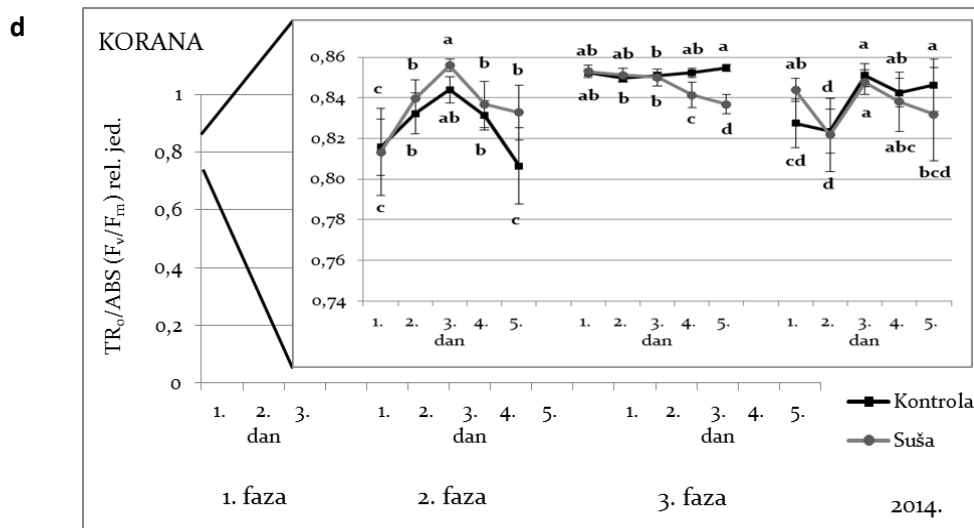
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

Linija OS-211 je u prvoj fazi razvoja 2013. godine imala značajno više vrijednosti parametra F_v/F_m u tretmanu suše samo drugog dana mjerenja, dok Korane nije bilo značajnih razlika između tretmana. OS-211 u drugoj fazi razvoja nije imala značajnih razlika između tretmana, dok su kod Korane više vrijednosti u tretmanu suše vidljive samo drugi dan mjerenja. U trećoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u kontroli u odnosu na tretman suše prvog dana mjerenja, dok se kod Korane isto pojavljuje zadnjeg dana mjerenja (Slika 12a i 12b).

U prvoj fazi 2014. godine vrijednosti F_v/F_m su kod OS-211 bile značajno više u tretmanu suše u odnosu na kontrolu sve dane mjerenja, a kod Korane je to bio slučaj samo zadnjeg dana mjerenja. U drugoj fazi je kod OS-211 vrijednost F_v/F_m u tretmanu suše bila značajno viša drugi dan mjerenja, dok su četvrtog i petog dana vrijednosti bile značajno više u kontroli, što je vidljivo i kod Korane, također četvrtog i petog dana mjerenja. U trećoj fazi OS-211 nije pokazala razliku u vrijednostima F_v/F_m između tretmana sve dane mjerenja, dok se kod Korane više vrijednosti pojavljuju u tretmanu suše prvog dana, a u kontroli petog dana mjerenja (Slika 12c i 12d).

U prosjeku svih dana mjerenja 2013. godine kod genotipa OS-211 nije bilo razlika između tretmana u vrijednostima parametra F_v/F_m u svim fazama razvoja. Korana također nije imala razlika između tretmana u prve dvije faze razvoja, ali je u trećoj fazi bio vidljiv značajan pad vrijednosti F_v/F_m u tretmanu suše u odnosu na kontrolu. U 2014. godini su kod oba genotipa vrijednosti ovog parametra u prvoj fazi razvoja bile značajno više u tretmanu suše, u drugoj fazi u kontroli, dok u trećoj fazi nije bilo razlika između tretmana (Tablica 26 - 31 u Prilozima).





Slika 12. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra maksimalni kvantni prinos fotosustava II (F_v/F_m) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.4. Gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS₀)

Analiza varijance vrijednosti parametra gustoća aktivnih reakcijskih središta iz 2013. godine pokazuje da su u prvoj fazi tretman, mjerenje i interakcija G x T imali značajan utjecaj na ovaj parametar dok ostali izvori varijabilnosti nisu pokazali značajnost. U drugoj fazi interakcije G x T, G x M i G x T x M nisu bile značajne dok su ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na RC/CS₀. Vrlo slično je bilo i u trećoj fazi gdje su osim interakcija G x T i G x T x M svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na RC/CS₀ (Tablica 8).

U 2014. godini bio je prisutan puno jači utjecaj svih izvora varijabilnosti u sve tri faze razvoja tako da su u prvoj fazi, osim tretmana, a u drugoj i trećoj fazi interakcije G x T x M, svi ostali izvori varijabilnosti pokazali značajan utjecaj na parametar RC/CS₀ (Tablica 8).

Tablica 8. Analiza varijance za parametar gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS₀) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

RC/CS₀					
2013.					
		1. faza		2. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	3. faza
				F	F
Genotip (G)	1	0,13 ^{nz}	1	9,96*	280,30*
Tretman (T)	1	12,17*	1	228,40*	42,67*
Mjerenje (M)	2	163,32*	4	31,84*	32,52*
Genotip * Tretman	1	7,54*	1	3,56 ^{nz}	0,27 ^{nz}
Genotip * Mjerenje	2	1,39 ^{nz}	4	2,33 ^{nz}	2,48*
Tretman * Mjerenje	2	1,80 ^{nz}	4	29,88*	11,68*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	0,21 ^{nz}	4	0,44 ^{nz}	0,36 ^{nz}
Pogreška	132		220		

2014.					
		1. faza		2. faza	
Izvor varijabilnosti	df			F	
					3. faza
Genotip (G)	1	234,59*		6,91*	275,08*
Tretman (T)	1	1,64 ^{nz}		374,95*	232,06*
Mjerenje (M)	4	412,47*		175,18*	155,54*
Genotip * Tretman	1	23,73*		23,32*	35,54*
Genotip * Mjerenje	4	2,96*		3,86*	2,74*
Tretman * Mjerenje	4	22,08*		34,65*	18,63*
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	7,55*		2,04 ^{nz}	1,19 ^{nz}
Pogreška	340				

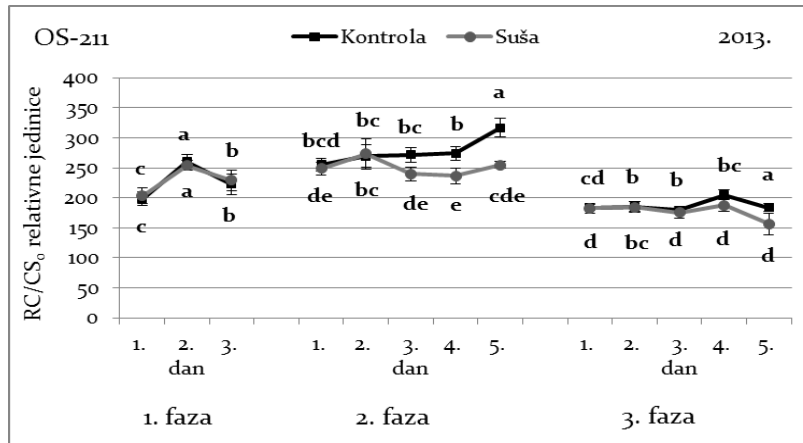
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

Prva faza 2013. godine pokazala je da linija OS-211 nije imala značajnih razlika u vrijednostima parametra RC/CS₀ između tretmana sve dane mjerenja, dok je kod Korane zadnjeg dana mjerenja bila prisutna značajno viša vrijednost u tretmanu suše. U drugoj fazi su kod oba genotipa vrijednosti u kontroli bile značajno više od tretmana suše od trećeg do petog dana mjerenja s tim da se kod Korane isto dogodilo i prvog dana mjerenja. U trećoj fazi je OS-211 također imala značajno više vrijednosti parametra RC/CS₀ u kontroli od trećeg do petog dana mjerenja dok je kod Korane to vrijedilo samo zadnjeg dana mjerenja (Slika 13a i 13b).

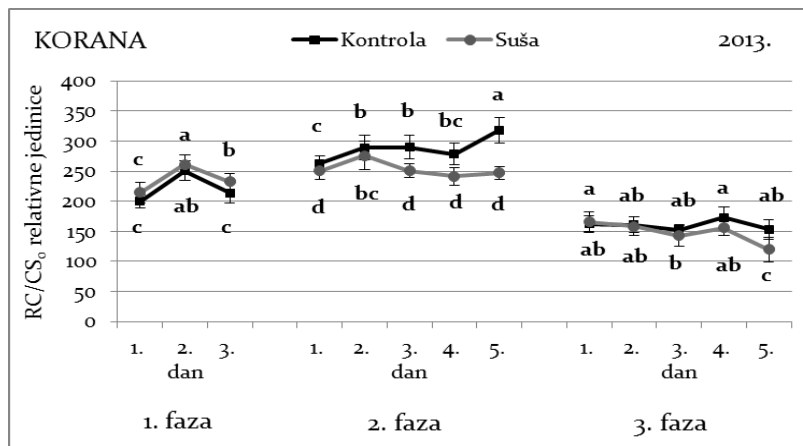
U prvoj fazi 2014. godine su kod OS-211 vidljive značajno više vrijednosti RC/CS₀ u kontroli u odnosu na tretman suše petog dana mjerenja, dok su kod Korane trećeg dana mjerenja prisutne značajno više vrijednosti u tretmanu suše. U drugoj fazi su kod OS-211 vrijednosti bile značajno više u kontroli četvrtog i petog dana mjerenja, dok se kod Korane isto pojavljuje sve dane mjerenja. U trećoj fazi su od drugog do petog dana mjerenja kod OS-211 vrijednosti bile značajno više u kontroli u odnosu na tretman suše, dok se kod Korane isto pojavljuje četvrtog i petog dana mjerenja (Slika 13c i 13d).

U prosjeku svih dana mjerenja 2013. i 2014. godine su oba genotipa imala niže vrijednosti RC/CS₀ u tretmanu suše u odnosu na kontrolu u drugoj i trećoj fazi razvoja. U prvoj fazi 2013. godine Korana je imala više vrijednosti RC/CS₀ u tretmanu suše, a 2014. godine je OS-211, također u prvoj fazi, imala više vrijednosti u kontroli (Tablica 26 - 31 u Prilozima).

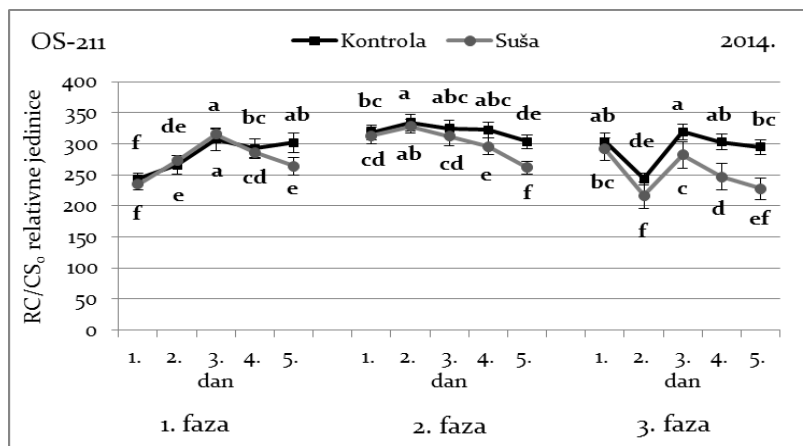
a

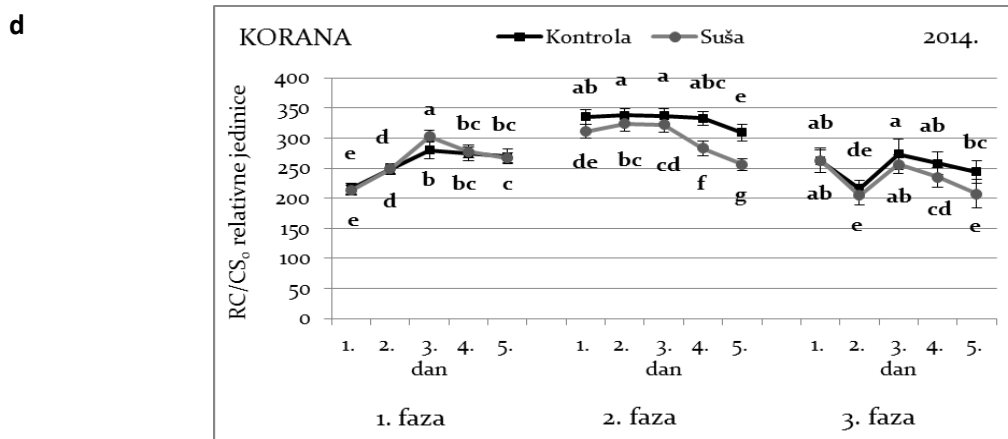


b



c





Slika 13. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS_0) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.5. Apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC)

Analiza varijance vrijednosti parametra apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu pokazala je u prvoj fazi 2013. godine značajan utjecaj mjerenja i interakcije $G \times M$, dok ostali izvori varijabilnosti nisu bili značajni. U drugoj i trećoj fazi 2013. godine je vidljivo da su osim interakcija $G \times T$ i $G \times T \times M$ svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na navedeni parametar (Tablica 9).

U prvoj fazi 2014. godine tretman i interakcija $G \times T$ nisu bili značajni dok su svi ostali izvori varijabilnosti u navedenoj fazi pokazali značajnost. Svi izvori varijabilnosti u drugoj, kao i u trećoj fazi razvoja imali su značajan utjecaj na vrijednosti ABS/RC osim interakcije $G \times T \times M$ u trećoj fazi razvoja (Tablica 9).

Tablica 9. Analiza varijance za parametar apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

ABS/RC		2013.			
		1. faza		2. faza	3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F

Genotip (G)	1	3,85 ^{nz}	1	29,68*	342,27*
Tretman (T)	1	1,17 ^{nz}	1	396,73*	154,62*
Mjerenje (M)	2	14,81*	4	39,52*	30,56*
Genotip * Tretman	1	1,74 ^{nz}	1	1,51 ^{nz}	0,07 ^{nz}
Genotip * Mjerenje	2	3,45*	4	2,96*	6,58*
Tretman * Mjerenje	2	0,91 ^{nz}	4	59,23*	15,61*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	0,01 ^{nz}	4	1,62 ^{nz}	2,02 ^{nz}
Pogreška	132		220		

		2014.		
		1. faza	2. faza	3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F		
Genotip (G)	1	546,23*	36,53*	146,79*
Tretman (T)	1	0,00 ^{nz}	915,55*	133,26*
Mjerenje (M)	4	70,16*	47,11*	53,79*
Genotip * Tretman	1	0,30 ^{nz}	33,83*	29,96*
Genotip * Mjerenje	4	20,91*	6,16*	3,07*
Tretman * Mjerenje	4	23,14*	120,50*	16,74*
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	13,22*	5,94*	0,88 ^{nz}
Pogreška	340			

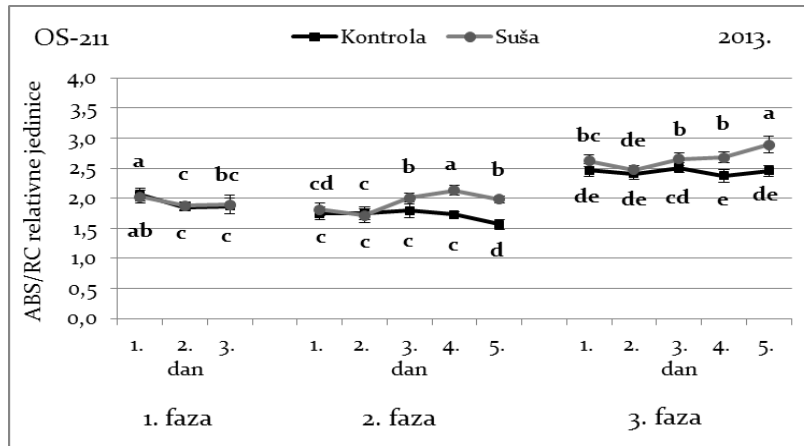
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

U prvoj fazi 2013. godine kod oba genotipa nije bilo statistički značajnih razlika u vrijednostima ABS/RC između tretmana sve dane mjerenja. U drugoj fazi se kod oba genotipa značajno više vrijednosti u tretmanu suše pojavljuju od trećeg pa do petog dana mjerenja, dok je u trećoj fazi kod OS-211 to slučaj sve dane mjerenja osim drugog. Korana je u trećoj fazi imala značajno više vrijednosti ABS/RC u tretmanu suše samo zadnji dan mjerenja (Slika 14a i 14b).

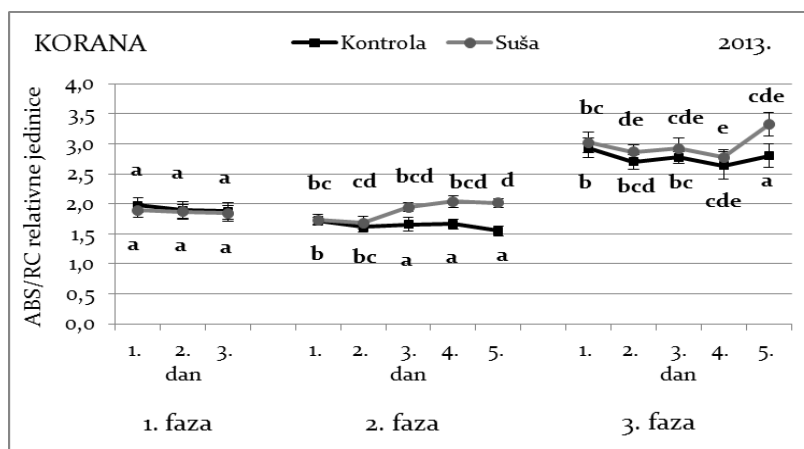
Linija OS-211 je u prvoj fazi 2014. godine imala značajno više vrijednosti ABS/RC u tretmanu suše četvrtog i petog dana mjerenja, ali i višu vrijednost u kontroli drugog dana mjerenja, dok kod Korane nije bilo značajnih razlika između tretmana osim trećeg dana mjerenja kada je utvrđena viša vrijednost u kontroli. U drugoj fazi se kod OS-211 značajno više vrijednosti u tretmanu suše pojavljuju od trećeg do petog dana mjerenja dok je kod Korane isto prisutno sve dane mjerenja. U trećoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše u odnosu na kontrolu sve dane mjerenja dok se kod Korane isto pojavljuje tek zadnjeg dana mjerenja (Slika 14c i 14d).

Vrijednosti parametra ABS/RC su u prosjeku svih dana mjerenja bile značajno više u tretmanu suše kod oba genotipa i u obje godine istraživanja u drugoj i trećoj fazi razvoja, dok u prvoj fazi razvoja nije bilo značajnih razlika između tretmana kod oba genotipa i u obje godine istraživanja (Tablica 26-31 u Prilozima).

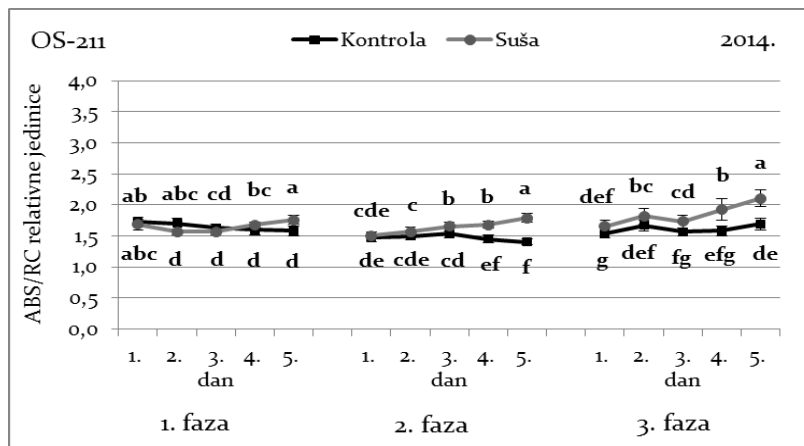
a

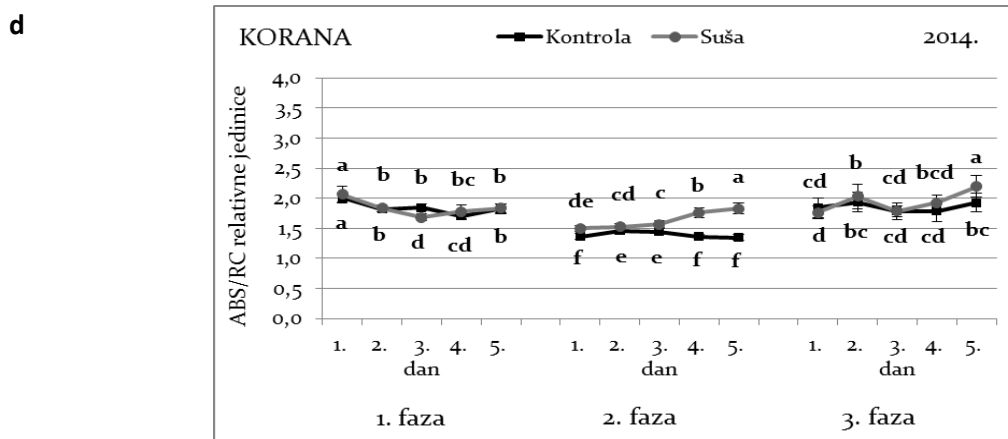


b



c





Slika 14. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.6. Protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR_0/RC)

Analiza varijance vrijednosti parametra protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu za prvu fazu 2013. godine pokazala je statistički značajan utjecaj genotipa, mjerenja i interakcije $G \times M$. Ostali izvori varijabilnosti nisu bili statistički značajni. U drugoj fazi iste godine osim interakcija $G \times T$ i $G \times T \times M$ svi ostali izvori varijabilnosti su bili statistički značajni. Sličan je odnos bio i u trećoj fazi gdje su osim interakcija $G \times M$ i $G \times T \times M$ svi ostali izvori varijabilnosti pokazali statistički značajan utjecaj na vrijednosti parametra TR_0/RC (Tablica 10).

U prvoj fazi 2014. godine svi izvori varijabilnosti imali su statistički značajan utjecaj na parametar TR_0/RC osim interakcije $G \times T$. Izvori varijabilnosti u drugoj i trećoj fazi razvoja su također imali statistički značajan utjecaj na ovaj parametar, osim interakcija $G \times M$ i $G \times T \times M$ koje nisu bile značajne u trećoj fazi (Tablica 10).

Tablica 10. Analiza varijance za parametar protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR_0/RC) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

TR_0/RC

2013.					
		1. faza		2. faza	3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F
Genotip (G)	1	7,77*	1	39,26*	223,26*
Tretman (T)	1	0,88 ^{nz}	1	405,06*	120,55*
Mjerenje (M)	2	8,96*	4	46,20*	23,55*
Genotip * Tretman	1	2,02 ^{nz}	1	1,37 ^{nz}	5,86*
Genotip * Mjerenje	2	3,93*	4	3,23*	2,29 ^{nz}
Tretman * Mjerenje	2	1,07 ^{nz}	4	56,46*	11,34*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	0,16 ^{nz}	4	1,64 ^{nz}	1,84 ^{nz}
Pogreška	132		220		

2014.				
		1. faza	2. faza	3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F		
Genotip (G)	1	445,05*	39,50*	143,31*
Tretman (T)	1	6,91*	880,53*	146,30*
Mjerenje (M)	4	48,42*	41,50*	52,71*
Genotip * Tretman	1	0,50 ^{nz}	28,72*	36,65*
Genotip * Mjerenje	4	16,55*	5,85*	1,87 ^{nz}
Tretman * Mjerenje	4	29,26*	103,99*	15,30*
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	10,73*	6,01*	0,64 ^{nz}
Pogreška	340			

* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

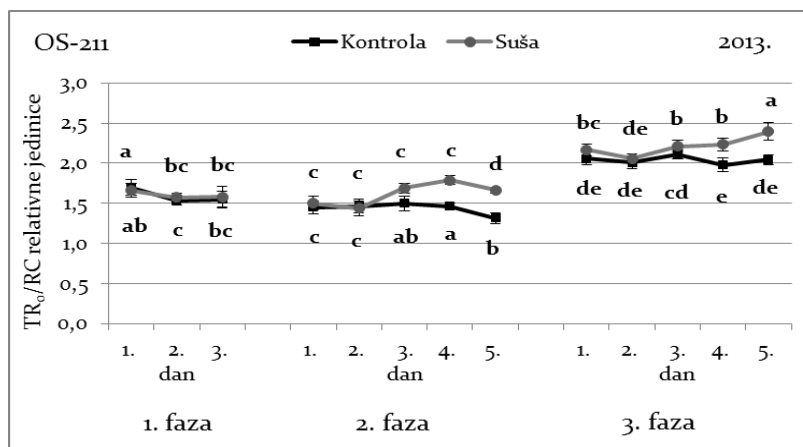
U prvoj fazi 2013. godine kod oba genotipa nije bilo značajnih razlika u vrijednostima parametra TR_0/RC između tretmana sve dane mjerenja. U drugoj fazi su kod oba genotipa vidljive značajno više vrijednosti u tretmanu suše od trećeg do petog dana mjerenja. OS-211 je u trećoj fazi također imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše prvog i od trećeg do petog dana mjerenja dok se kod Korane isto pojavljuje tek petog dana mjerenja (Slika 15a i 15b).

U prvoj fazi 2014. godine OS-211 je imala značajno više vrijednosti TR_0/RC u tretmanu suše četvrtog i petog dana mjerenja dok su drugog dana vrijednosti u kontroli bile značajno više nego u tretmanu suše. Kod Korane je kontrola bila značajno viša samo trećeg dana mjerenja. U drugoj fazi su kod oba genotipa vrijednosti TR_0/RC u tretmanu suše bile značajno više sve dane mjerenja osim prvog dana kod OS-211. U trećoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše sve dane mjerenja dok se isto kod Korane pojavljuje samo zadnjeg dana mjerenja (Slika 15c i 15d).

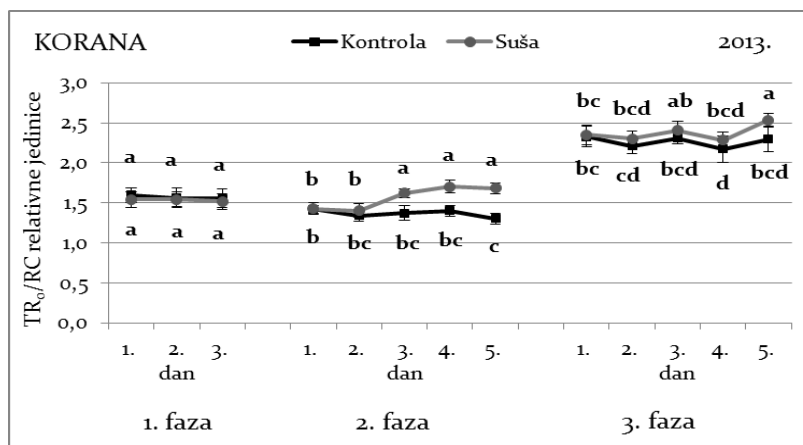
Parametar TR_0/RC je kod oba genotipa i u obje godine istraživanju, u prosjeku svih dana mjerenja imao više vrijednosti u tretmanu suše u odnosu na kontrolu u drugoj

i trećoj fazi razvoja, dok u prvoj fazi nije bilo razlike između tretmana (Tablica 26 - 31 u Prilozima).

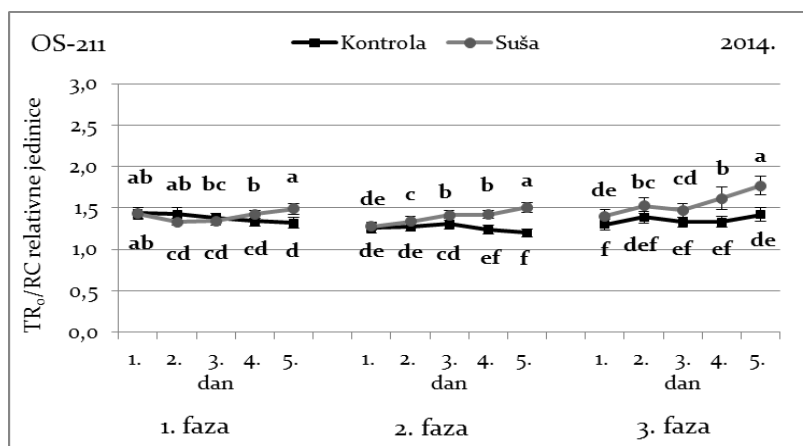
a

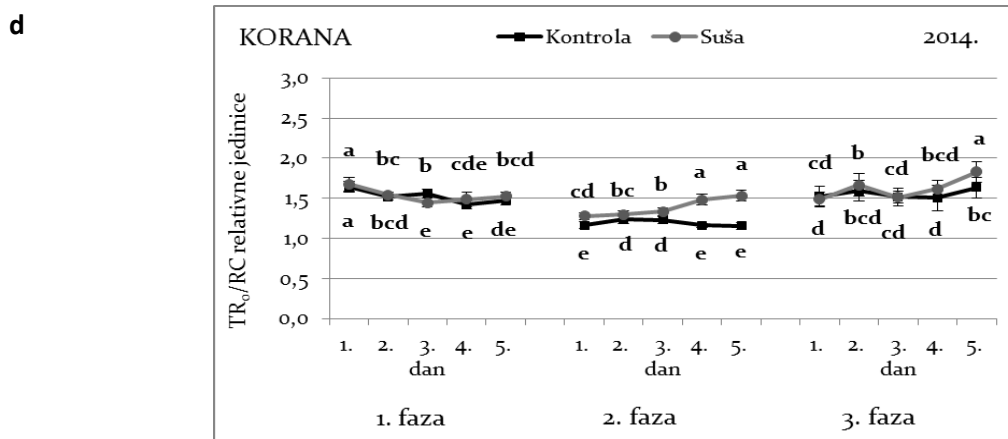


b



c





Slika 15. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR_0/RC) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.7. Prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu (ET_0/RC)

Analiza varijance za vrijednosti parametra prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu u prvoj fazi 2013. godine pokazala je da su osim mjerenja i interakcija $G \times M$ i $G \times T \times M$ svi ostali izvori varijabilnosti bili značajni. Izvori varijabilnosti su i u drugoj i trećoj fazi 2013. godine imali značajan utjecaj na vrijednosti ET_0/RC , osim interakcije $G \times T \times M$ koja u drugoj fazi razvoja nije bila značajna (Tablica 11).

Svi izvori varijabilnosti i njihove interakcije u prvoj i drugoj fazi 2014. godine imali su značajan utjecaj na vrijednosti ET_0/RC , osim interakcija $G \times T$ u prvoj fazi i $G \times T \times M$ u drugoj fazi koje nisu bile značajne. U trećoj fazi tretman i interakcije $G \times T$ i $G \times M$ nisu bili značajni dok su ostali izvori varijabilnosti pokazali značajan utjecaj na ovaj parametar (Tablica 11).

Tablica 11. Analiza varijance za parametar prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu (ET_0/RC) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

ET_0/RC

2013.

Izvor varijabilnosti	df	1. faza		2. faza		3. faza	
		F	df	F	F		
Genotip (G)	1	25,21*	1	38,03*	288,70*		
Tretman (T)	1	25,40*	1	232,08*	109,98*		
Mjerenje (M)	2	0,13 ^{nz}	4	54,77*	51,51*		
Genotip * Tretman	1	6,19*	1	10,77*	18,24*		
Genotip * Mjerenje	2	1,80 ^{nz}	4	6,46*	17,47*		
Tretman * Mjerenje	2	5,19*	4	16,46*	6,59*		
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	0,68 ^{nz}	4	0,91 ^{nz}	5,04*		
Pogreška	132		220				

2014.							
Izvor varijabilnosti	df	1. faza		2. faza		3. faza	
		F	df	F	F		
Genotip (G)	1	43,58*	1	16,09*	13,36*		
Tretman (T)	1	41,14*	1	364,77*	2,85 ^{nz}		
Mjerenje (M)	4	18,87*	4	18,50*	20,69*		
Genotip * Tretman	1	0,90 ^{nz}	1	93,82*	2,80 ^{nz}		
Genotip * Mjerenje	4	3,55*	4	6,10*	1,96 ^{nz}		
Tretman * Mjerenje	4	28,28*	4	11,71*	3,99*		
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	2,45*	4	4,30 ^{nz}	3,67*		
Pogreška	340						

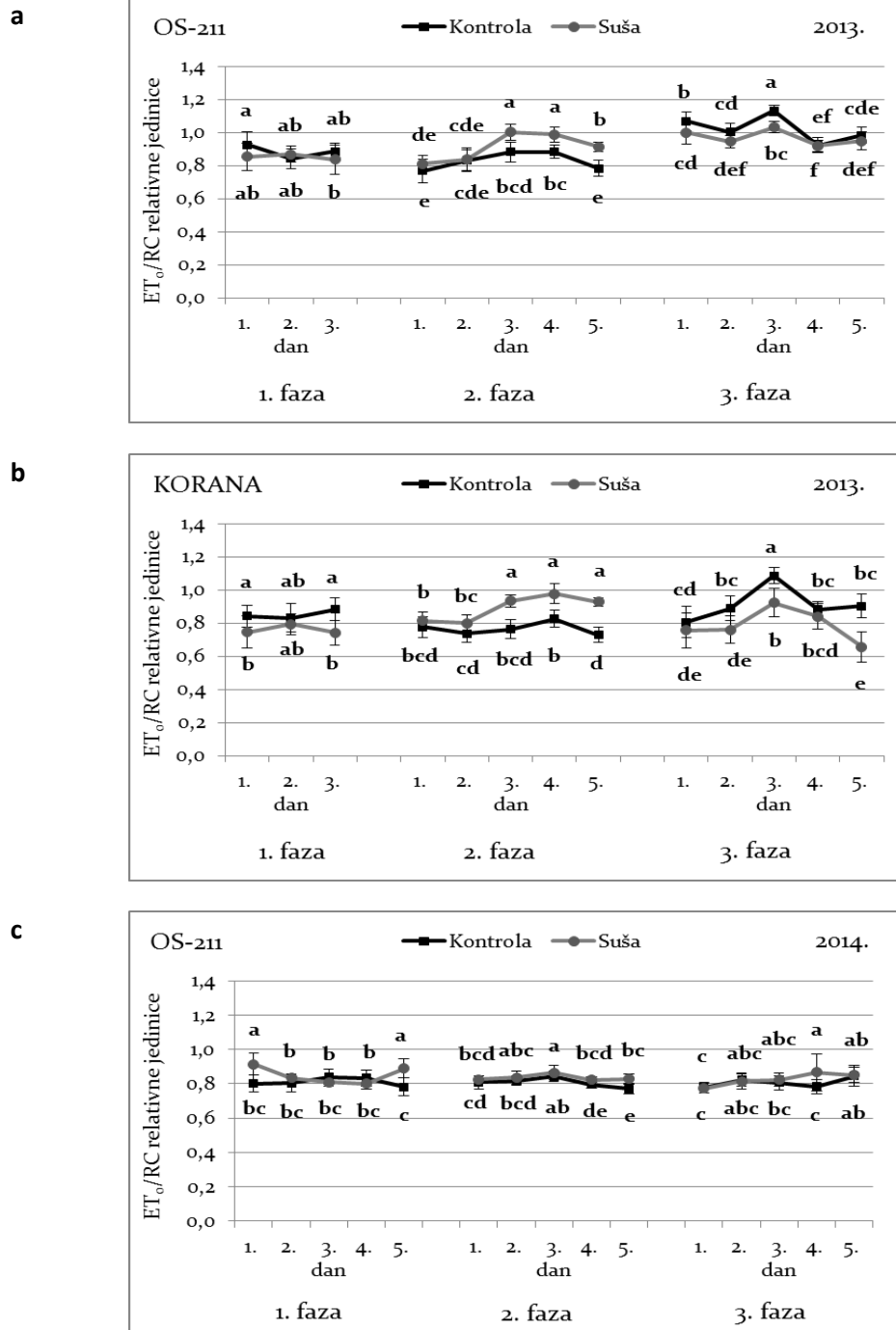
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

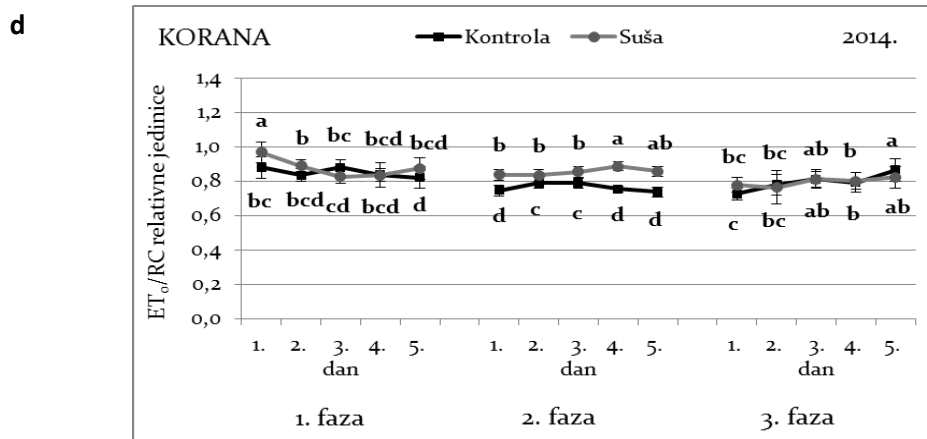
Linija OS-211 u prvoj fazi 2013. godine nije imala značajnih razlika između tretmana dok je Korana imala značajno više vrijednost ET_o/RC u kontroli u usporedbi s tretmanom suše prvog i trećeg dana mjerenja. Vrijednosti kod oba genotipa su u drugoj fazi bile značajno više u tretmanu suše od trećeg do petog dana mjerenja, dok su u trećoj fazi kod OS-211 vrijednosti bile značajno više u kontroli prvog i trećeg dana mjerenja, a kod Korane drugog, trećeg i petog dana mjerenja (Slika 16a i 16b).

U prvoj fazi 2014. godine vidljiva je značajno veća vrijednost ET_o/RC u tretmanu suše prvog dana mjerenja kod oba genotipa s tim da se takva razlika između tretmana kod OS-211 pojavljuje i zadnjeg dana mjerenja. U drugoj fazi je OS-211 imala značajno višu vrijednost u tretmanu suše u odnosu na kontrolu samo petog dana mjerenja dok je kod Korane isto vrijedilo sve dane mjerenja. U trećoj fazi se kod OS-211 četvrtog dana mjerenja pojavljuje značajno viša vrijednost ovog parametra u tretmanu suše, dok kod Korane nije bilo značajnih razlika između tretmana (Slika 16c i 16d).

U drugoj fazi razvoja 2013. godine te u sve tri faze razvoja 2014. godine OS-211 je, u prosjeku svih dana mjerenja, imala više vrijednosti parametra ET_o/RC u tretmanu

suše u odnosu na kontrolu, dok je za Koranu isto vrijedilo također u drugoj fazi 2013. godine, kao i u prvoj i drugoj fazi razvoja 2014. godine. Niže vrijednosti ovog parametra u tretmanu suše pojavljuju se samo u trećoj fazi razvoja 2013. godine kod oba genotipa, kao i u prvoj fazi razvoja iste godine kod Korane (Tablica 26 - 31 u Prilozima).





Slika 16. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu (ET_0/RC) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.8. Rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu (DI_0/RC)

Analiza varijance vrijednosti parametra rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu u prvoj fazi 2013. godine pokazala je da osim mjerenja, ostali izvori varijabilnosti nisu značajno utjecali na ovaj parametar. U drugoj fazi su tretman, mjerenje i interakcija $T \times M$ bili značajni dok ostali izvori varijabilnosti nisu pokazali značajan utjecaj na DI_0/RC . Treću fazu karakterizira značajan utjecaj svih izvora varijabilnosti i njihovih interakcija na parametar DI_0/RC (Tablica 12). Izvori varijabilnosti i njihove interakcije su 2014. godine imali značajan utjecaj na parametar DI_0/RC u svim testiranim fazama razvoja, osim interakcije $G \times T$ koja u prvoj fazi razvoja nije bila značajna (Tablica 12).

Tablica 12. Analiza varijance za parametar rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu (DI_0/RC) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

	DI_0/RC					
	2013.					
		1. faza		2. faza		3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F	

Genotip (G)	1	1,61 ^{nz}	1	1,23 ^{nz}	404,45*
Tretman (T)	1	1,84 ^{nz}	1	241,11*	135,88*
Mjerenje (M)	2	36,18*	4	22,80*	43,39*
Genotip * Tretman	1	0,49 ^{nz}	1	1,57 ^{nz}	16,79*
Genotip * Mjerenje	2	1,31 ^{nz}	4	1,60 ^{nz}	20,79*
Tretman * Mjerenje	2	0,69 ^{nz}	4	52,11*	19,50*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	1,30 ^{nz}	4	1,62 ^{nz}	8,90*
Pogreška	132		220		

		2014.		
		1. faza	2. faza	3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F		
Genotip (G)	1	404,27*	17,33*	93,76*
Tretman (T)	1	38,63*	819,77*	52,26*
Mjerenje (M)	4	89,87*	64,38*	42,98*
Genotip * Tretman	1	0,0003 ^{nz}	49,05*	6,27*
Genotip * Mjerenje	4	24,45*	6,83*	6,60*
Tretman * Mjerenje	4	5,70*	166,47*	13,96*
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	11,76*	5,69*	2,81*
Pogreška	340			

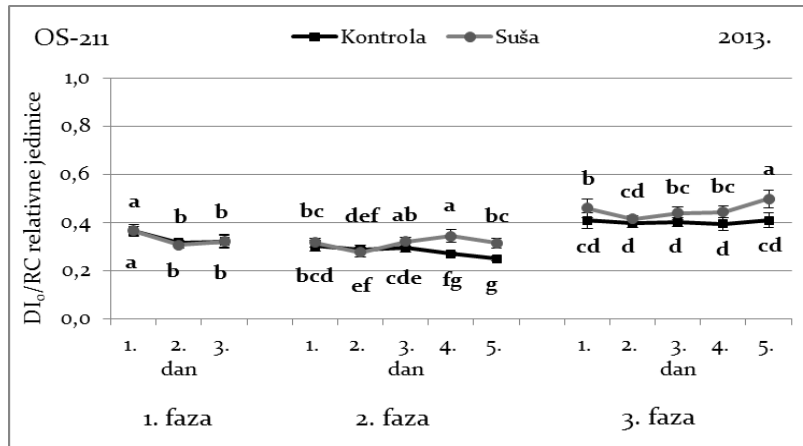
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

Vrijednosti parametara DI_o/RC u prvoj fazi 2013. godine nisu pokazale značajne razlike između tretmana sve dane mjerenja, kod oba genotipa. U drugoj fazi su vrijednosti kod oba genotipa bile značajno više u tretmanu suše od trećeg do petog dana mjerenja. U trećoj fazi su kod OS-211 vrijednosti DI_o/RC bile značajno više u tretmanu suše prvog i od trećeg do petog dana mjerenja dok se kod Korane isto pojavljuje samo petog dana mjerenja (Slika 17a i 17b).

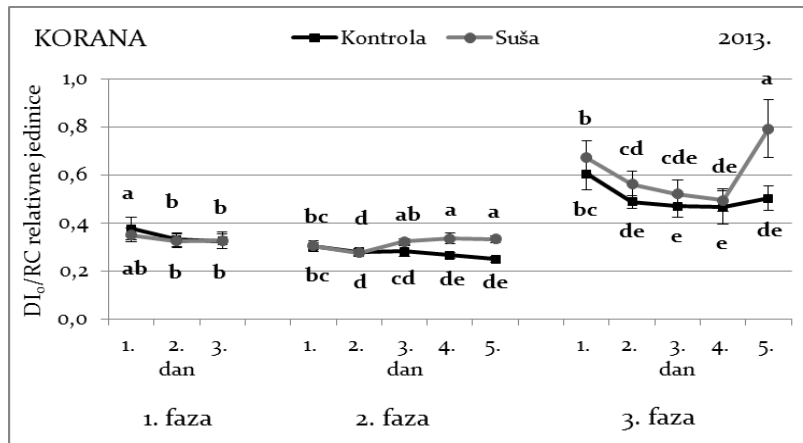
U prvoj fazi 2014. godine su vrijednosti parametra DI_o/RC kod OS-211 bile značajno više u kontroli u odnosu na tretman suše prva tri dana mjerenja dok se kod Korane isto pojavljuje trećeg i petog dana mjerenja. U drugoj fazi su kod oba genotipa vidljive značajno više vrijednosti u tretmanu suše od trećeg do petog dana mjerenja, a kod Korane i prvog dana mjerenja. U trećoj fazi je OS-211 također imala značajno više vrijednosti parametra DI_o/RC u tretmanu suše od trećeg do petog dana mjerenja dok je kod Korane isto vrijedilo samo petog dana mjerenja (Slika 17c i 17d).

U prosjeku svih dana mjerenja vrijednosti parametra DI_o/RC bile su više u tretmanu suše u drugoj i trećoj fazi razvoja kod oba genotipa i u obje godine istraživanja. U prvoj fazi razvoja 2013. godine nije bilo razlika između tretmana kod oba genotipa, a 2014. godine je kontrola imala više vrijednosti od tretmana suše, također kod oba genotipa (Tablica 26 - 31 u Prilozima).

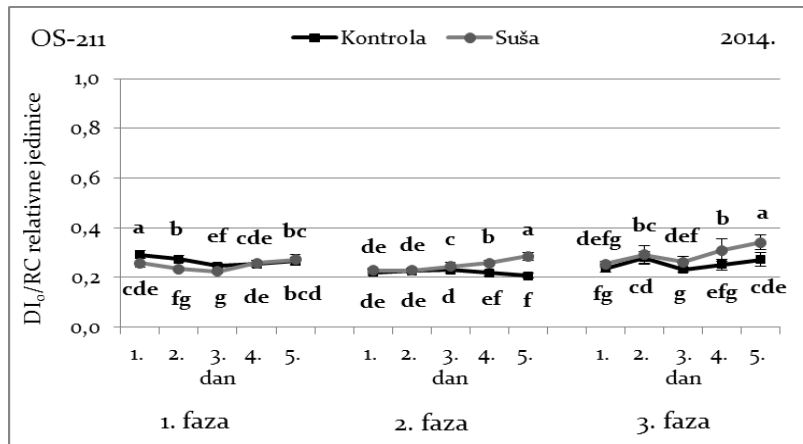
a

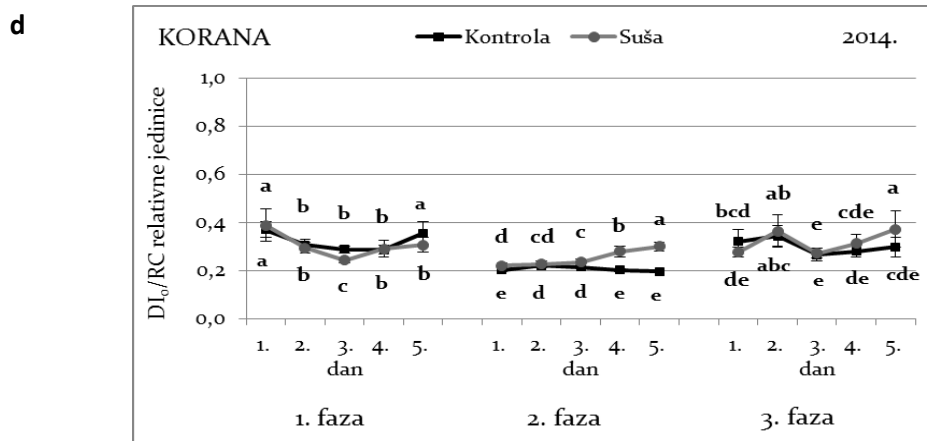


b



c





Slika 17. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu (DI_o/RC) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.9. Indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS})

Analiza varijance vrijednosti parametra indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) u prvoj fazi 2013. godine pokazala je da su osim interakcija $G \times M$ i $G \times T \times M$ svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na ovaj parametar. U drugoj i trećoj fazi, osim interakcije $G \times T \times M$ koja nije bila značajna svi ostali izvori varijabilnosti kao i njihove interakcije pokazali su značajan utjecaj na vrijednosti parametra PI_{ABS} (Tablica 13).

U 2014. godini u svim fazama razvoja svi testirani izvori varijabilnosti i njihove interakcije imali su značajan utjecaj na PI_{ABS} osim interakcije $G \times T$ u drugoj fazi razvoja (Tablica 13).

Tablica 13. Analiza varijance za parametar indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

PI_{ABS}	2013.					
	1. faza		2. faza		3. faza	
	df	F	df	F	df	F
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	df	F

Genotip (G)	1	30,31*	1	4,37*	786,62*
Tretman (T)	1	32,60*	1	83,23*	307,48*
Mjerenje (M)	2	45,27*	4	17,89*	37,64*
Genotip * Tretman	1	4,30*	1	6,07*	11,46*
Genotip * Mjerenje	2	2,30 ^{nz}	4	6,30*	18,65*
Tretman * Mjerenje	2	13,82*	4	51,90*	6,77*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	2,07 ^{nz}	4	1,32 ^{nz}	2,14 ^{nz}
Pogreška	132		220		

2014.				
		1. faza	2. faza	3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F		
Genotip (G)	1	841,58*	55,07*	341,39*
Tretman (T)	1	165,37*	890,29*	169,83*
Mjerenje (M)	4	72,91*	101,26*	47,23*
Genotip * Tretman	1	11,13*	0,32 ^{nz}	75,04*
Genotip * Mjerenje	4	12,94*	3,38*	7,75*
Tretman * Mjerenje	4	71,55*	204,49*	15,95*
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	37,76*	5,11*	3,55*
Pogreška	340			

* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

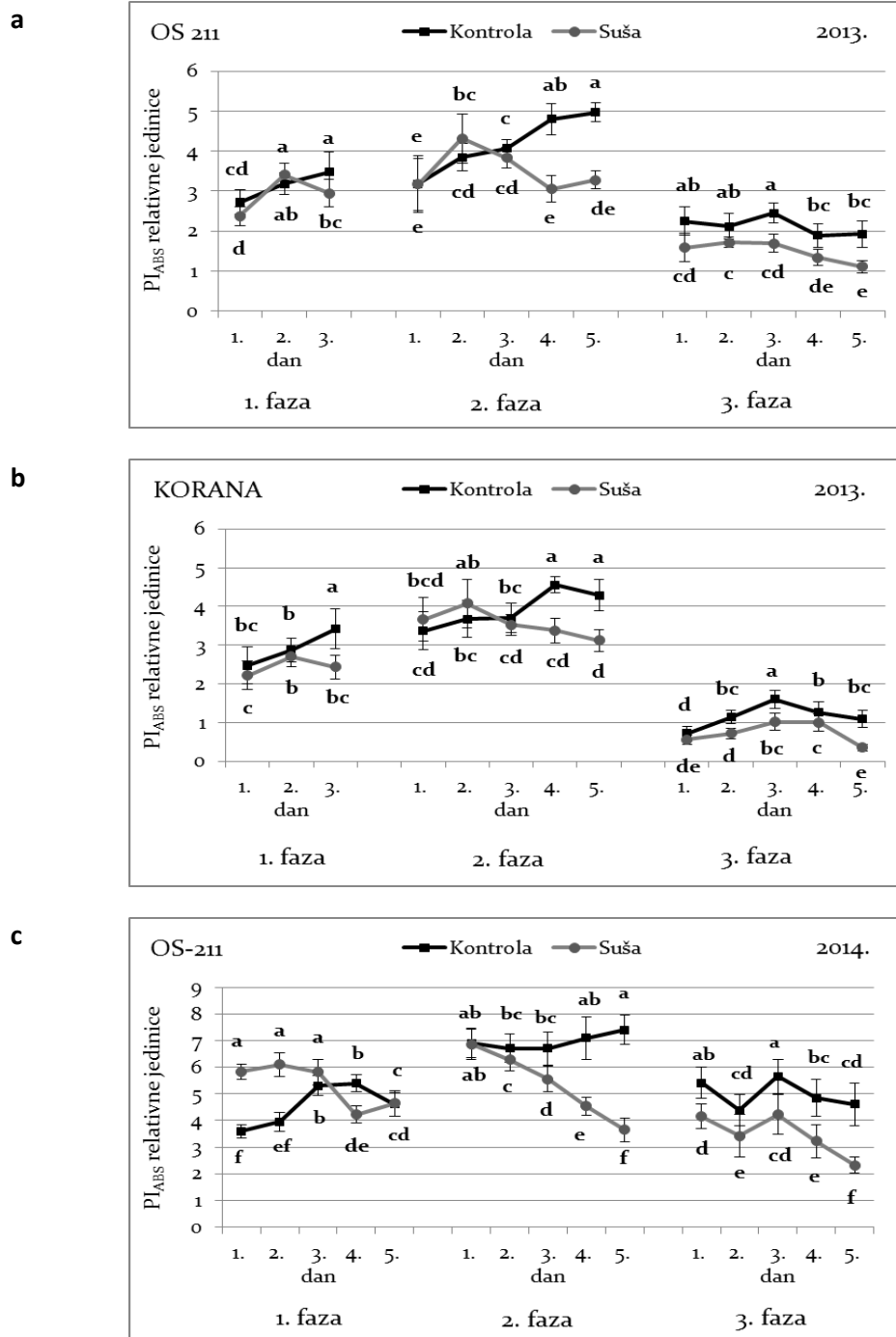
U prvoj fazi razvoja 2013. godine oba genotipa su imala značajno više vrijednosti PI_{ABS} u kontroli u odnosu na tretman suše samo treći dan mjerenja. U drugoj fazi je kod oba genotipa je vidljiv kontinuirani rast vrijednosti u kontroli od prvog do petog dana mjerenja dok u tretmanu suše vrijednosti PI_{ABS} počinju značajno opadati četvrtog dana mjerenja kao i kod Korane. U trećoj fazi su kod OS-211 vrijednosti u kontroli značajno više od tretmana suše sve dane mjerenja, dok se kod Korane isto pojavljuje od drugog do petog dana mjerenja.

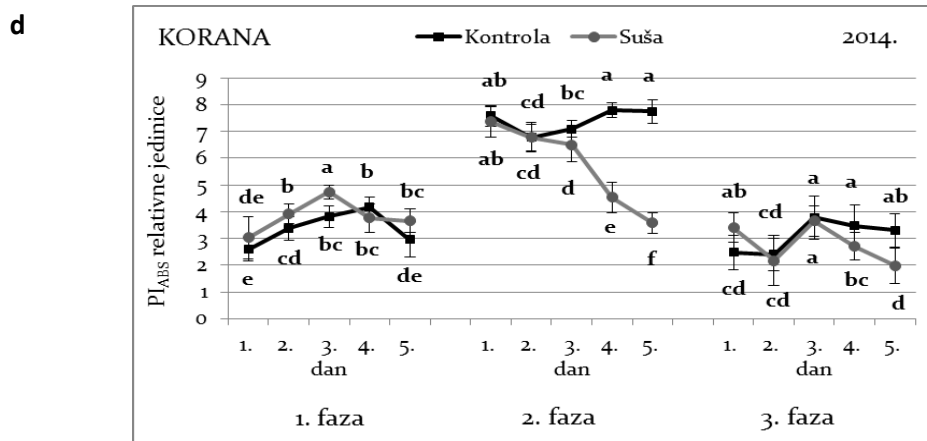
Kod oba genotipa je u prvoj i drugoj fazi također vidljiv nagli porast vrijednosti u tretmanu suše drugog dana mjerenja, iza kojeg slijedi pad vrijednosti PI_{ABS} u odnosu na kontrolu (Slika 18a i 18b).

U prvoj fazi 2014. godine OS-211 je imala značajno više vrijednosti PI_{ABS} u tretmanu sušom prva tri dana mjerenja nakon čega je četvrtog dana slijedio nagli pad vrijednosti. Korana je imala značajno više vrijednosti u tretmanu sušom u odnosu na kontrolu drugog, trećeg i petog dana mjerenja te je vidljiv porast vrijednosti tretmana suše koji četvrtog dana mjerenja naglo opada. U drugoj fazi je kod oba genotipa vidljiv kontinuirani pad vrijednosti PI_{ABS} u tretmanu sušom s tim da se značajna razlika između tretmana pojavila od trećeg dana mjerenja. U trećoj fazi su kod OS-211 vrijednosti u kontroli značajno više od tretmana sušom sve dane

mjerjenja, dok se kod Korane isto pojavljuje tek četvrtog i petog dana mjerjenja (Slika 18c i 18d).

Vrijednosti PI_{ABS} su u prosjeku svih dana mjerjenja bile niže u tretmanu suše u odnosu na kontrolu kod oba genotipa u drugoj i trećoj fazi razvoja i obje godine istraživanja, te kod Korane u prvoj fazi razvoja 2013. godine. U prvoj fazi 2014. godine su vrijednosti ovog parametra bile više u tretmanu suše u odnosu na kontrolu kod oba genotipa (Tablica 26 -31 u Prilozima).





Slika 18. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.10. Omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS)

Analiza varijance vrijednosti parametra omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila u prvoj fazi 2013. godine pokazuje da osim mjerenja svi ostali izvori varijabilnosti nisu imali značajan utjecaj na ovaj parametar. U drugoj i trećoj fazi su osim interakcija $G \times T$ i $G \times T \times M$ svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na RC/ABS (Tablica 14).

U prvoj fazi 2014. godine su osim tretmana i interakcije $G \times T$, u drugoj fazi interakcije $G \times M$ i trećoj fazi interakcije $G \times T \times M$ svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na ovaj parametar (Tablica 14).

Tablica 14. Analiza varijance za parametar omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

RC/ABS		2013.			
		1. faza		2. faza	
		3. faza			
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F

Genotip (G)	1	3,88 ^{nz}	1	28,80*	351,08*
Tretman (T)	1	0,93 ^{nz}	1	346,46*	160,93*
Mjerenje (M)	2	13,43*	4	32,59*	27,11*
Genotip * Tretman	1	1,59 ^{nz}	1	3,08 ^{nz}	3,05 ^{nz}
Genotip * Mjerenje	2	2,75 ^{nz}	4	2,56*	5,39*
Tretman * Mjerenje	2	0,82 ^{nz}	4	52,56*	12,65*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	0,01 ^{nz}	4	1,67 ^{nz}	1,84 ^{nz}
Pogreška	132		220		

		2014.		
		1. faza	2. faza	3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F		
Genotip (G)	1	549,24*	53,18*	174,44*
Tretman (T)	1	0,07 ^{nz}	912,19*	149,42*
Mjerenje (M)	4	60,73*	35,05*	53,55*
Genotip * Tretman	1	0,69 ^{nz}	40,94*	45,97*
Genotip * Mjerenje	4	13,06*	4,42 ^{nz}	3,11*
Tretman * Mjerenje	4	27,46*	107,10*	13,18*
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	14,76*	5,70*	0,89 ^{nz}
Pogreška	340			

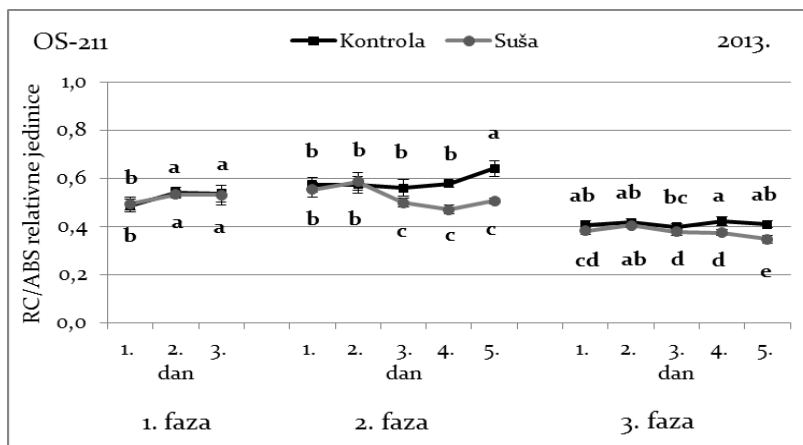
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

U prvoj fazi 2013. godine kod oba genotipa nije bilo razlike u vrijednostima RC/ABS između tretmana sve dane mjerenja. U drugoj fazi su kod oba genotipa vrijednosti u kontroli bile značajno više od tretmana suše od trećeg do petog dana mjerenja. U trećoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u kontroli prvog i od trećeg do petog dana mjerenja, dok je kod Korane to bio slučaj samo zadnjeg dana mjerenja (Slika 19a i 19b).

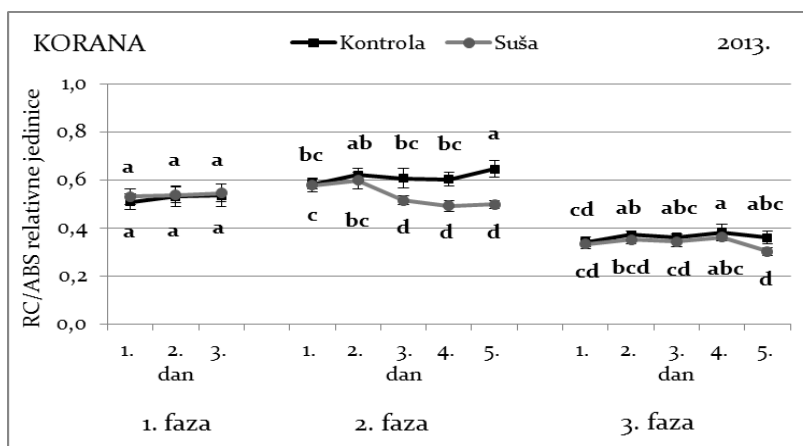
U prvoj fazi 2014. godine se kod OS-211 značajno više vrijednosti u kontroli pojavljuju četvrtog i petog dana mjerenja, a u tretmanu suše drugog dana mjerenja dok je to kod Korane slučaj samo trećeg dana mjerenja. U drugoj fazi je vidljivo da je OS-211 imala značajno više vrijednosti RC/ABS u kontroli u odnosu na tretman suše od trećeg do petog dana mjerenja dok se kod Korane to pojavljuje sve dane mjerenja. U trećoj fazi je OS-211 imala sve dane mjerenja značajno više vrijednosti u kontroli, dok je kod Korane to slučaj samo četvrtog i petog dana mjerenja (Slika 19c i 19d).

Kod oba genotipa i u obje godine istraživanja su vrijednosti parametra RC/ABS, u prosjeku svih dana mjerenja, bile niže u tretmanu suše u drugoj i trećoj fazi razvoja, dok u prvoj fazi razvoja nije bilo razlike između tretmana (Tablica 26 – 31 u Prilozima).

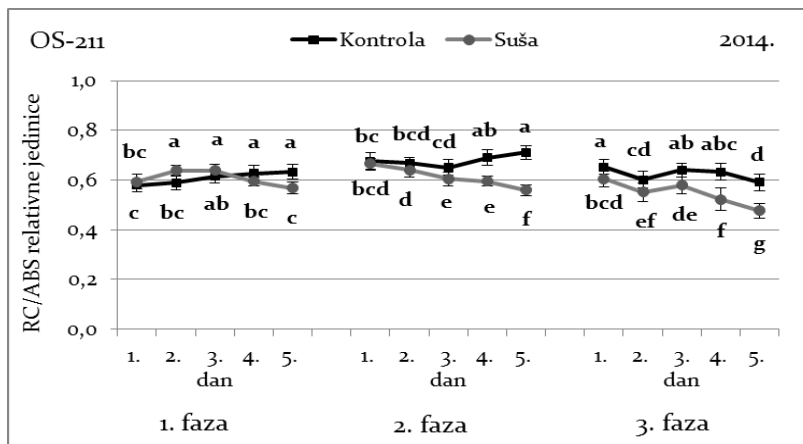
a

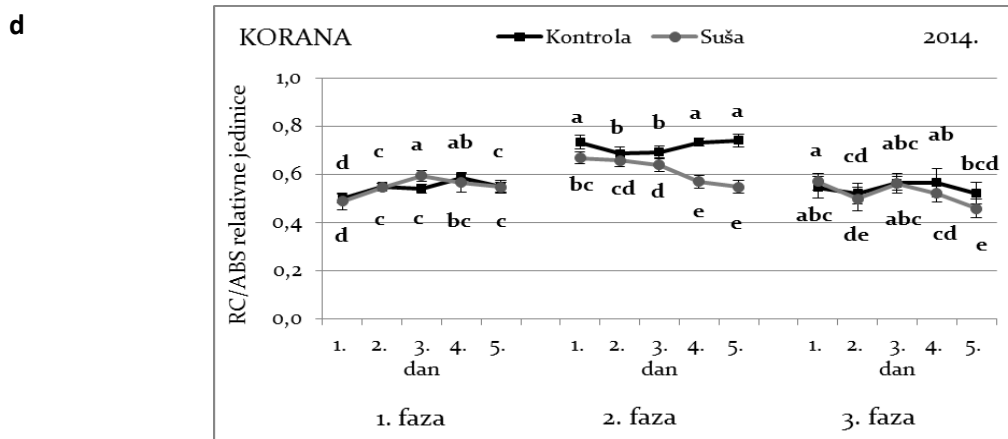


b



c





Slika 19. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.11. Omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_o/DI_o)

Analiza varijance vrijednosti parametra omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije u prvoj fazi 2013. godine pokazala je da su samo genotip, mjerenje i interakcija $G \times T \times M$ imali značajan utjecaj na ovaj parametar dok ostali izvori varijabilnosti nisu bili značajni. U drugoj fazi bio je značajan utjecaj genotipa, mjerenja i interakcije $T \times M$ dok ostali izvori varijabilnosti nisu pokazali značajnost. Treću fazu karakterizira značajan utjecaj svih izvora varijabilnosti na parametar TR_o/DI_o (Tablica 15).

U prvoj fazi 2014. godine svi izvori varijabilnosti imali su značajan utjecaj na parametar TR_o/DI_o , osim interakcije $G \times T$, dok u drugoj fazi razvoja samo genotip nije imao značajan utjecaj za razliku od ostalih izvora varijabilnosti. U trećoj fazi su osim tretmana i interakcije $G \times T$ svi ostali izvori varijabilnost pokazali značajnost (Tablica 15).

Tablica 15. Analiza varijance za parametar omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_o/DI_o) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

TR_o/DI_o

2013.					
		1. faza		2. faza	3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F
Genotip (G)	1	25,27*	1	48,23*	331,62*
Tretman (T)	1	1,15 ^{nz}	1	1,66 ^{nz}	70,91*
Mjerenje (M)	2	34,69*	4	63,85*	42,40*
Genotip * Tretman	1	1,03 ^{nz}	1	0,14 ^{nz}	18,23*
Genotip * Mjerenje	2	0,65 ^{nz}	4	1,77 ^{nz}	17,99*
Tretman * Mjerenje	2	1,98 ^{nz}	4	11,25*	9,65*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	4,02*	4	1,91 ^{nz}	6,99*
Pogreška	132		220		

2014.				
		1. faza	2. faza	3. faza
Izvor varijabilnosti	df	F		
Genotip (G)	1	187,64*	0,002 ^{nz}	15,65*
Tretman (T)	1	153,41*	97,53*	0,09 ^{nz}
Mjerenje (M)	4	96,26*	31,55*	33,59*
Genotip * Tretman	1	1,87 ^{nz}	27,14*	0,66 ^{nz}
Genotip * Mjerenje	4	14,38*	5,18*	7,29*
Tretman * Mjerenje	4	5,36*	86,11*	6,20*
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	6,74*	5,79*	4,37*
Pogreška	340			

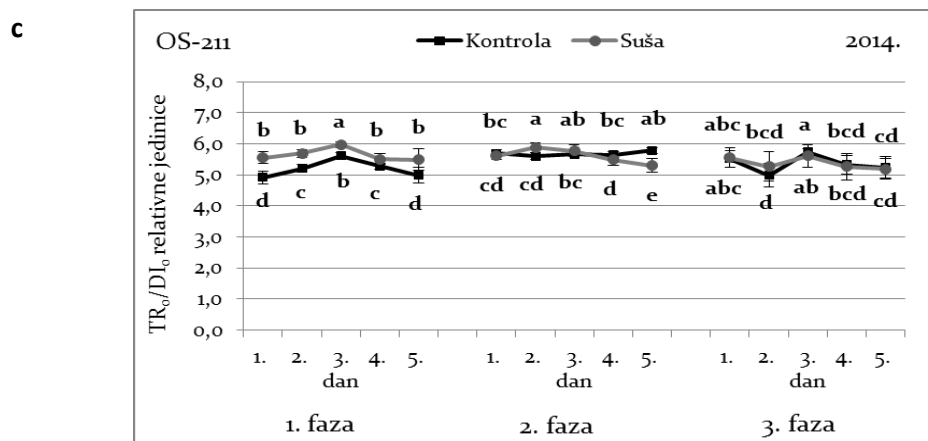
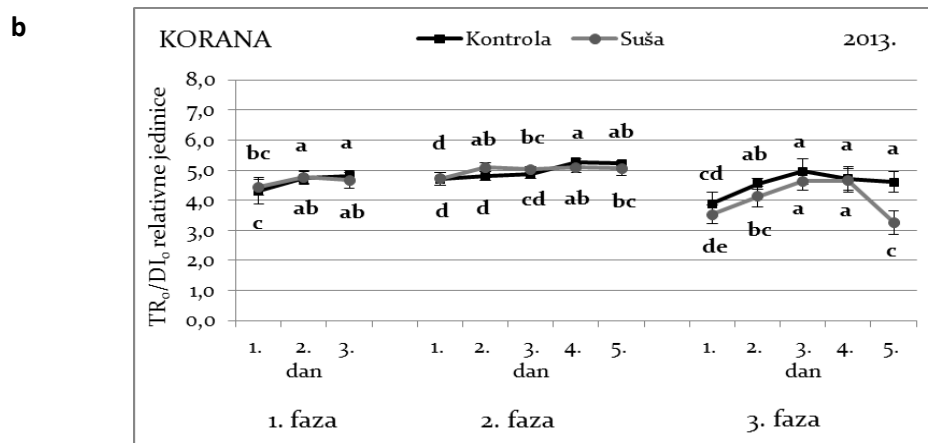
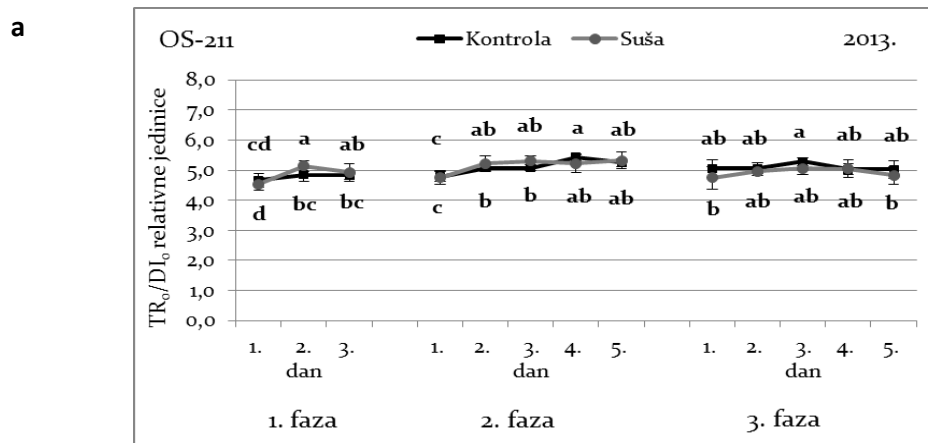
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

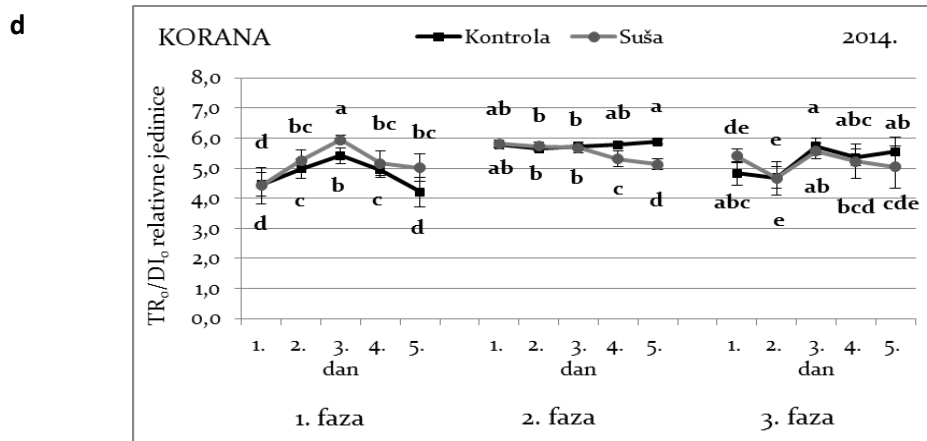
U prvoj fazi 2013. godine OS-211 je imala značajno višu vrijednost TR_0/DI_0 drugog dana mjerenja u tretmanu suše u odnosu na kontrolu, dok kod Korane nije bilo razlika između tretmana. U drugoj i trećoj fazi OS-211 nije imala razlika između tretmana sve dane mjerenja, dok se kod Korane značajno viša vrijednost TR_0/DI_0 u tretmanu suše pojavila drugog dana mjerenja u drugoj fazi, a značajno viša vrijednost u kontroli petog dana mjerenja u trećoj fazi (Slika 20a i 20b).

OS-211 je, u prvoj fazi 2014. godine, imala značajno više vrijednosti TR_0/DI_0 u tretmanu suše sve dane mjerenja, dok se kod Korane isto pojavljuje trećeg i petog dana mjerenja. U drugoj fazi kod oba genotipa imamo značajno više vrijednosti u kontroli četvrtog i petog dana mjerenja s tim da je OS-211 drugog dana mjerenja imala značajno višu vrijednost u tretmanu suše. OS-211 u trećoj fazi nije imala značajnih razlika između tretmana, dok je Korana prvog dana mjerenja imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše, a petog dana mjerenja značajno više vrijednosti u kontroli (Slika 20c i 20d).

Vrijednosti parametra TR_0/DI_0 su, u prosjeku svih dana mjerenja, bile niže u tretmanu suše u trećoj fazi razvoja 2013. godine kod Korane, te kod oba genotipa u

drugoj fazi 2014. godine. Više vrijednosti ovog parametra u tretmanu suše u odnosu na kontrolu pojavljuju se u prvoj fazi razvoja 2014. godine kod oba genotipa, dok u prvoj i drugoj fazi 2013. godine, kao i u trećoj fazi 2014. godine nije bilo razlike između tretmana (Tablica 26 – 31 u Prilozima).





Slika 20. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_0/DI_0) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.3.12. Prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0(TR_0-ET_0)$)

Analiza varijance vrijednosti parametra prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A pokazala je da su u prvoj fazi 2013. godine osim interakcija $G \times M$ i $G \times T \times M$ svi ostali izvori varijabilnosti značajno utjecali na ovaj parametar. Druga faza imala je tretman i interakciju $G \times T \times M$ koji nisu bili značajni dok su ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na $ET_0(TR_0-ET_0)$. U trećoj fazi samo interakcija $G \times T$ nije bila značajna dok su svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj (Tablica 16).

Osim mjerenja u prvoj fazi 2014. godine svi ostali izvori varijabilnosti su, u sve tri faze razvoja, imali statistički značajan utjecaj na parametar $ET_0(TR_0-ET_0)$ (Tablica 16).

Tablica 16. Analiza varijance za parametar prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0(TR_0-ET_0)$) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

$ET_0(TR_0-ET_0)$			
2013.			
	1. faza	2. faza	3. faza

Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F
Genotip (G)	1	34,26*	1	6,27*	744,44*
Tretman (T)	1	74,23*	1	1,38 ^{nz}	325,53*
Mjerenje (M)	2	12,34*	4	13,76*	50,19*
Genotip * Tretman	1	7,87*	1	14,75*	3,23 ^{nz}
Genotip * Mjerenje	2	0,41 ^{nz}	4	7,57*	22,11*
Tretman * Mjerenje	2	15,93*	4	15,48*	8,32*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	0,93 ^{nz}	4	1,78 ^{nz}	2,64*
Pogreška	132		220		

2014.					
		1. faza	2. faza	3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F			
Genotip (G)	1	244,55*	31,42*	354,10*	
Tretman (T)	1	60,88*	533,14*	162,51*	
Mjerenje (M)	4	1,53 ^{nz}	160,11*	18,33*	
Genotip * Tretman	1	3,93*	50,09*	67,05*	
Genotip * Mjerenje	4	4,70*	2,75*	4,29*	
Tretman * Mjerenje	4	83,26*	177,53*	17,04*	
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	16,65*	3,88*	3,05*	
Pogreška	340				

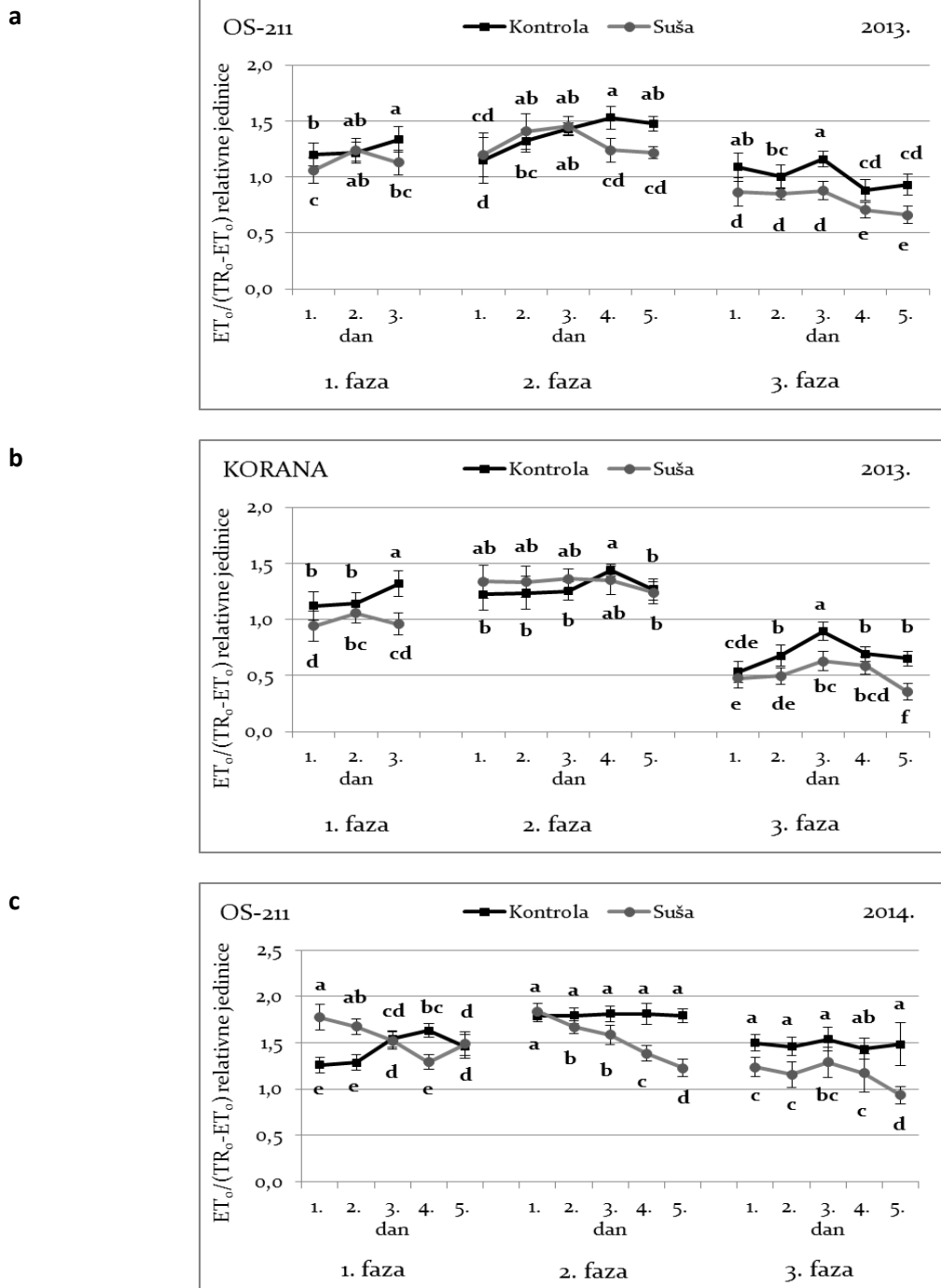
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

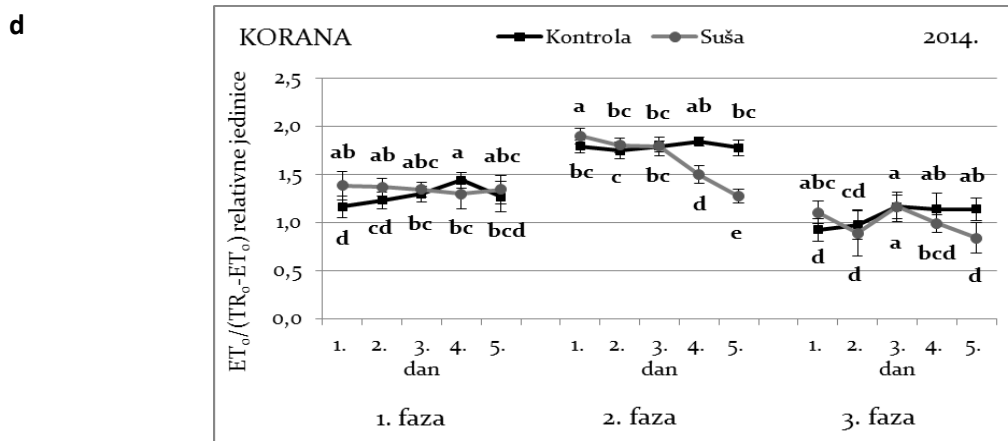
Prva faza 2013. godine pokazala je značajno više vrijednosti $ET_o(TR_o-ET_o)$ u kontroli u odnosu na tretman suše prvog i trećeg dana mjerenja kod oba genotipa. U drugoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u kontroli četvrtog i petog dana mjerenja dok Korana nije imala značajnih razlika između tretmana. U trećoj fazi oba genotipa imaju više vrijednosti u kontroli s tim da je kod OS-211 to prisutno sve dane mjerenja, a kod Korane drugog, trećeg i petog dana mjerenja (Slika 21a i 21b).

U prvoj fazi 2014. godine oba genotipa su imala prvi i drugi dan mjerenja značajno više vrijednosti $ET_o(TR_o-ET_o)$ u tretmanu suše, a četvrtog dana mjerenja u kontroli. U drugoj fazi OS-211 je imala značajno više vrijednosti u kontroli od drugog do petog dana mjerenja dok se kod Korane isto pojavljuje tek četvrtog i petog dana mjerenja s tim da je prvog dana mjerenja tretman suše imao značajno višu vrijednost u usporedbi s kontrolom. U trećoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u kontroli sve dane mjerenja dok je kod Korane to bio slučaj samo zadnjeg dana mjerenja, s tim što je u prvom danu mjerenja vrijednost ovog parametra bila značajno viša u tretmanu suše. (Slika 21c i 21d).

Vrijednosti parametra $ET_o(TR_o-ET_o)$ su u prosjeku svih dana mjerenja bile niže u tretmanu suše u odnosu na kontrolu, 2013. godine u prvoj i trećoj fazi razvoja kod oba genotipa te u drugoj fazi kod OS-211, a 2014. godine kod oba genotipa u drugoj i

trećoj fazi razvoja. U prvoj fazi razvoja 2014. godine su kod oba genotipa vrijednosti ovog parametra bile više u tretmanu suše u odnosu na kontrolu (Tablica 26 – 31 u Prilozima).





Slika 21. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametra prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0/(TR_0-ET_0)$) izražene u relativnim jedinicama za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.4. Biokemijski parametri

Analizom varijance testirane su vrijednosti biokemijskih parametara posebno u svakoj od tri faze razvoja i dvije godine istraživanja, pri čemu su izvori varijabilnosti bili genotipovi, tretmani, dani mjerenja i njihove interakcije. Tukeyjevim HSD testom testirane su razlike između tretmana i dana mjerenja posebno za svaki genotip, fazu razvoja i godinu istraživanja. Srednje vrijednosti i standardne devijacije svih analiziranih biokemijskih parametara za sve dane mjerenja, prosjek svih dana mjerenja i razlike između prosjeka svih dana mjerenja genotipova OS-211 i Korana, u kontroli i tretmanu suše kroz sve tri faze razvoja 2013. i 2014. godine se nalaze u tablicama 32 – 34 u Prilozima.

3.4.1. Relativni sadržaj vode u listu (RWC)

Analiza varijance vrijednosti relativnog sadržaja vode u listu soje za prvu fazu 2013. godine pokazala je značajan utjecaj tretmana, mjerenja i interakcije T x M na RWC dok ostali izvori varijabilnosti nisu bili značajni. U drugoj i trećoj fazi su osim

interakcija G x T i G x T x M svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na RWC (Tablica 17).

U prvoj fazi 2014. godine su osim interakcija G x M i G x T x M svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na vrijednosti RWC-a. U drugoj fazi su tretman, mjerenje i interakcija T x M imali značajan utjecaj na RWC dok su u trećoj fazi osim interakcija G x M i G x T x M svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na RWC (Tablica 17).

Tablica 17. Analiza varijance za relativni sadržaj vode u listu (RWC) soje s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

RWC							
2013.							
		1. faza		2. faza		3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F	F	F
Genotip (G)	1	4,01 ^{nz}	1	11,50*	9,77*		
Tretman (T)	1	40,46*	1	746,37*	92,73*		
Mjerenje (M)	2	12,15*	4	18,72*	11,66*		
Genotip * Tretman	1	0,03 ^{nz}	1	3,66 ^{nz}	0,01 ^{nz}		
Genotip * Mjerenje	2	1,05 ^{nz}	4	3,89*	3,56*		
Tretman * Mjerenje	2	4,38*	4	40,76*	17,31*		
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	1,00 ^{nz}	4	1,82 ^{nz}	0,60 ^{nz}		
Pogreška	48		80				

2014.							
		1. faza		2. faza		3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	F	F	F	F	F
Genotip (G)	1	28,00*	3,94 ^{nz}	29,28*			
Tretman (T)	1	59,28*	481,72*	103,13*			
Mjerenje (M)	4	4,63*	48,98*	19,21*			
Genotip * Tretman	1	12,05*	3,88 ^{nz}	5,79*			
Genotip * Mjerenje	4	0,40 ^{nz}	0,14 ^{nz}	1,17 ^{nz}			
Tretman * Mjerenje	4	6,66*	35,36*	9,63*			
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	0,31 ^{nz}	1,21 ^{nz}	1,25 ^{nz}			
Pogreška	80						

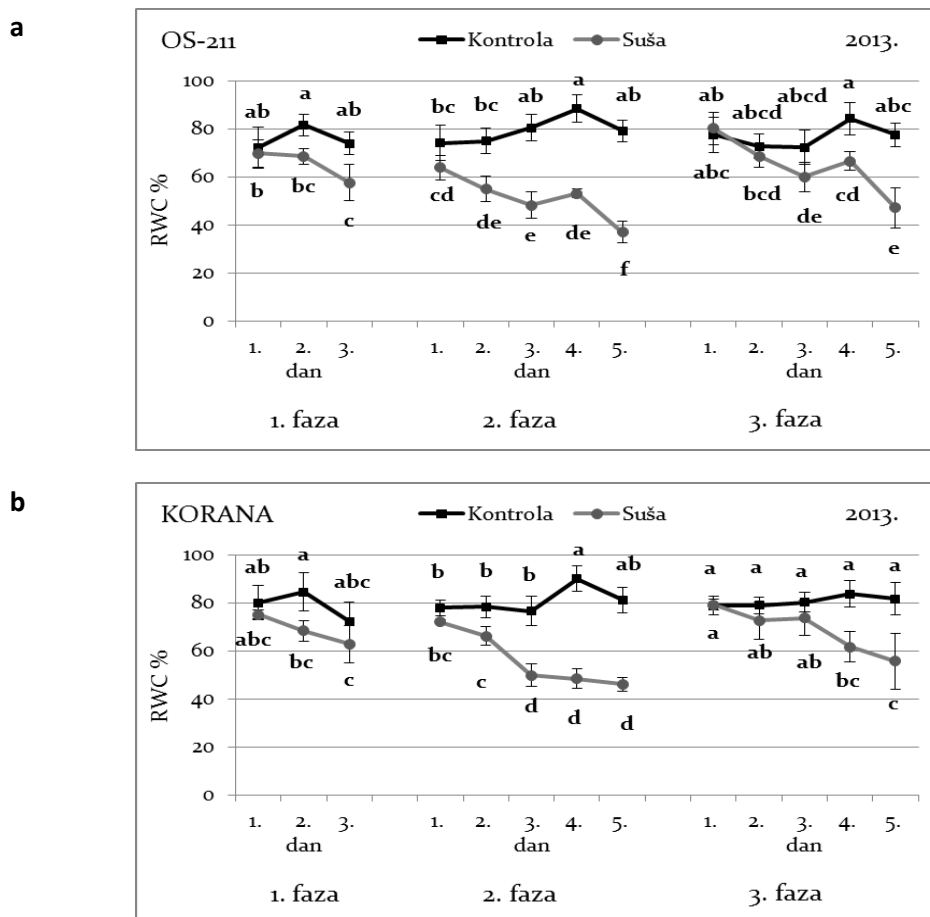
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

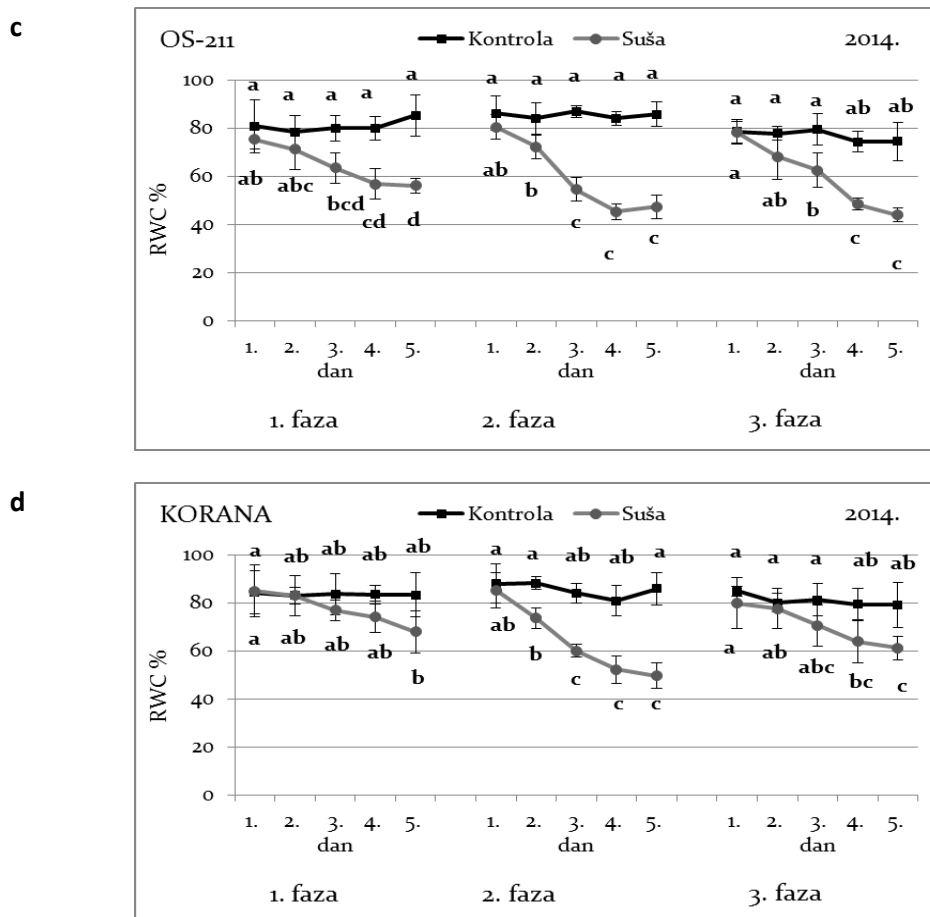
Linija OS-211 je u prvoj fazi 2013. godine imala značajno više vrijednosti RWC-a u kontroli u odnosu na tretman suše drugi i treći dan mjerenja, dok je za Koranu isto vrijedilo samo drugog dana mjerenja. U drugoj fazi su oba genotipa imala značajno više vrijednosti RWC-a u kontroli od drugog do petog dana mjerenja, dok je u trećoj

fazi isto vrijedilo samo četvrtog i petog dana mjerenja, također kod oba genotipa (Slika 22a i 22b).

OS-211 je u prvoj fazi 2014. godine imala značajno više vrijednosti RWC-a u kontroli u odnosu na tretman suše od trećeg do petog dana mjerenja, dok kod Korane u istoj fazi nije bilo značajnih razlika između tretmana. U drugoj fazi su oba genotipa imala značajno više vrijednosti RWC-a u kontroli od drugog do petog dana mjerenja. U trećoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u kontroli od trećeg do petog dana mjerenja, dok je kod Korane isto bilo prisutno samo petog dana mjerenja (Slika 22c i 22d).

U prosjeku svih dana mjerenja su vrijednosti RWC-a bile niže u tretmanu suše u odnosu na kontrolu kod oba genotipa u svim fazama razvoja i obje godine istraživanja (Tablica 32 – 34 u Prilozima).





Slika 22. Srednje vrijednosti i standardne devijacije relativnog sadržaja vode u listu (RWC) izražene u postotcima za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.4.2. Koncentracija produkata peroksidacije lipida (TBARS)

Analiza varijance vrijednosti koncentracije produkata peroksidacije lipida u prvoj fazi 2013. godine pokazala je da osim tretmana i mjerenja te njihove interakcije ostali izvori varijabilnosti nisu imali značajan utjecaj na TBARS. U drugoj fazi su osim interakcija $G \times M$ i $G \times T \times M$ svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na vrijednosti TBARS-a. U trećoj fazi genotip i interakcija $G \times M$ nisu bili značajni dok su ostali izvori varijabilnosti pokazali značajnost (Tablica 18).

U prvoj fazi 2014. godine interakcija $G \times T \times M$ nije bila značajna za razliku od ostalih izvora varijabilnosti koji su pokazali značajan utjecaj. U drugoj fazi genotip i

interakcija G x T nisu bili značajni, dok je u trećoj fazi to bio slučaj za interakcije G x M i G x T x M, dok su svi ostali izvori varijabilnosti pokazali značajan utjecaj na TBARS (Tablica 18).

Tablica 18. Analiza varijance za koncentraciju produkata lipidne peroksidacije (TBARS) (nmol g⁻¹ svježe tvari) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

TBARS							
2013.							
		1. faza		2. faza		3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F	F	F
Genotip (G)	1	1,54 ^{nz}	1	14,66*	0,72 ^{nz}		
Tretman (T)	1	29,27*	1	211,96*	147,96*		
Mjerenje (M)	2	4,83*	4	4,50*	19,10*		
Genotip * Tretman	1	2,33 ^{nz}	1	11,45*	5,91*		
Genotip * Mjerenje	2	1,06 ^{nz}	4	0,68 ^{nz}	1,84 ^{nz}		
Tretman * Mjerenje	2	4,17*	4	16,43*	20,48*		
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	0,40 ^{nz}	4	0,58 ^{nz}	4,21*		
Pogreška	48		80				

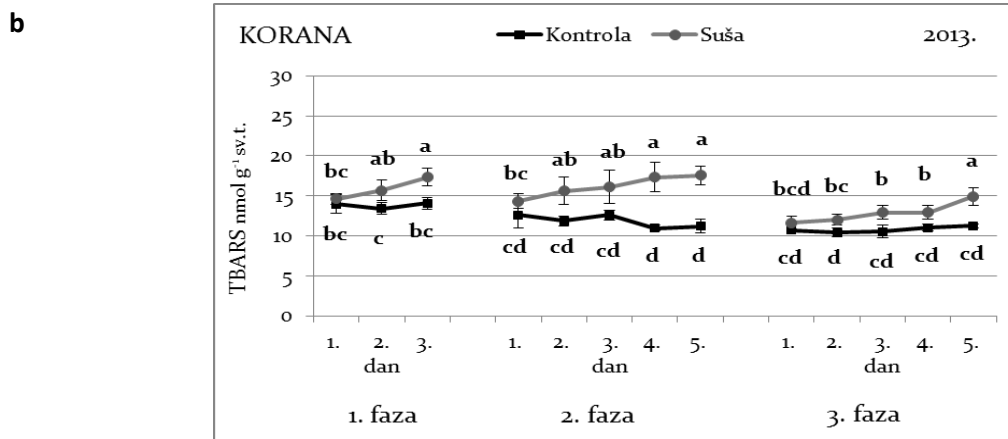
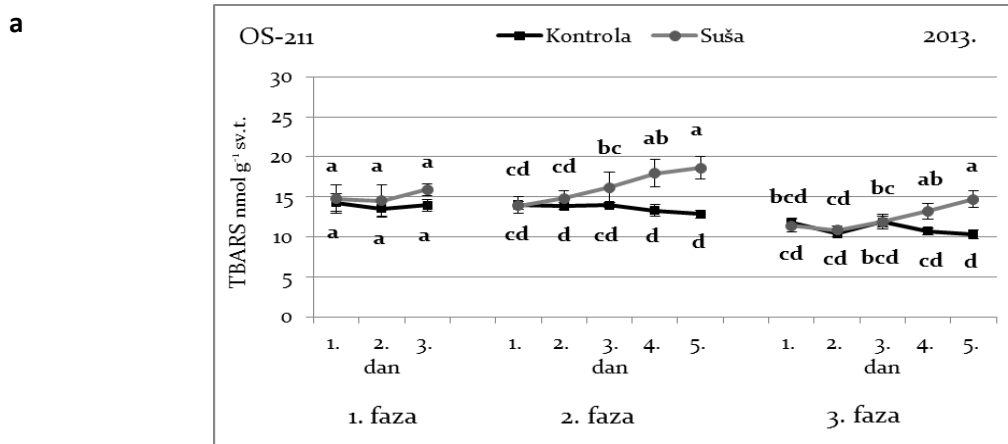
2014.							
		1. faza		2. faza		3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	F	F	F	F	F
Genotip (G)	1	92,31*	0,74 ^{nz}	367,41*			
Tretman (T)	1	115,10*	511,70*	122,72*			
Mjerenje (M)	4	7,57*	44,28*	4,24*			
Genotip * Tretman	1	34,68*	0,003 ^{nz}	14,36*			
Genotip * Mjerenje	4	4,45*	5,81*	2,02 ^{nz}			
Tretman * Mjerenje	4	7,95*	43,86*	4,68*			
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	1,88 ^{nz}	10,27*	1,12 ^{nz}			
Pogreška	80						

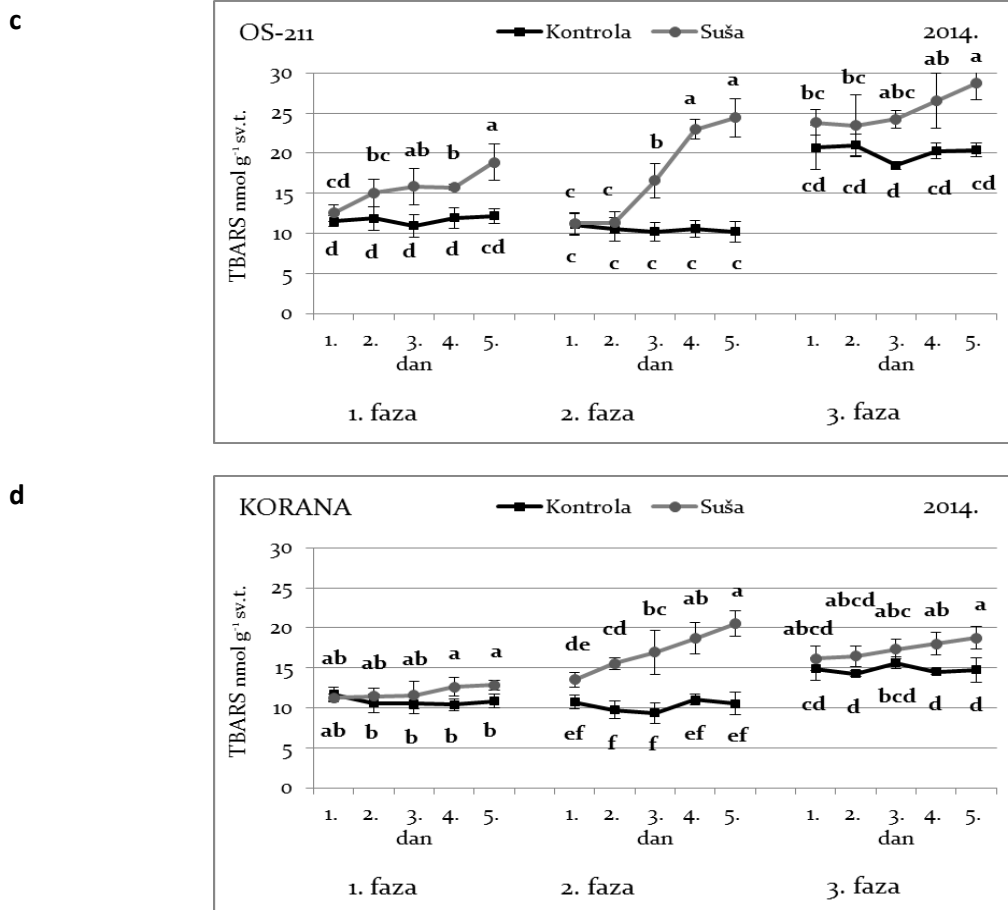
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

U prvoj fazi 2013. godine OS-211 nije imala značajnih razlika između tretmana sve dane mjerenja, dok je Korana imala značajno više vrijednosti TBARS u tretmanu suše u odnosu na kontrolu drugi i treći dan mjerenja. U drugoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti TBARS u tretmanu suše četvrtog i petog, a Korana od drugog do petog dana mjerenja. U trećoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše četvrtog i petog, a Korana od drugog do petog dana mjerenja (Slika 23a i 23b).

U prvoj fazi 2014. godine OS-211 je imala značajno više vrijednosti TBARS u tretmanu suše u odnosu na kontrolu od drugog do petog, a Korana četvrtog i petog dana mjerenja. OS-211 je u drugoj fazi imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše od trećeg do petog, a Korana od drugog do petog dana mjerenja. U trećoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše od trećeg do petog, a Korana četvrtog i petog dana mjerenja (Slika 23c i 23d).

U prosjeku svih dana mjerenja vrijednosti TBARS-a bile su više u tretmanu suše u odnosu na kontrolu kod oba genotipa u svim fazama razvoja i obje godine istraživanja (Tablica 32 – 34 u Prilozima).





Slika 23. Srednje vrijednosti i standardne devijacije koncentracije produkata lipidne peroksidacije (TBARS) izražene u nmol g^{-1} svježe tvari za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.4.3. Koncentracija fotosintetskih pigmenata

3.4.3.1. Klorofil *a* (Chl *a*)

Analiza varijance vrijednosti koncentracije klorofila *a* u prvoj fazi 2013. godine pokazala je da tretman i interakcije $G \times T$ i $T \times M$ nisu imali značajan utjecaj na Chl *a* dok su svi ostali izvori varijabilnosti bili značajni. Svi izvori varijabilnosti u drugoj i trećoj fazi pokazali su značajan utjecaj na vrijednosti Chl *a*.

U trećoj fazi razvoja 2014. godine interakcija G x T x M nije imala značajan utjecaj, dok su svi ostali izvori varijabilnosti i njihove interakcije u testiranim fazama imali značajan utjecaj na vrijednosti Chl *a* (Tablica 19).

Tablica 19. Analiza varijance za koncentraciju klorofila *a* (Chl *a*) (mg/g svježe tvari) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

Chl <i>a</i>							
2013.							
		1. faza		2. faza		3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F	F	F
Genotip (G)	1	41,09*	1	363,49*	1495,30*		
Tretman (T)	1	0,05 ^{nz}	1	7,44*	141,78*		
Mjerenje (M)	2	8,31*	4	25,89*	100,81*		
Genotip * Tretman	1	3,07 ^{nz}	1	22,07*	64,85*		
Genotip * Mjerenje	2	14,27*	4	7,06*	22,29*		
Tretman * Mjerenje	2	2,45 ^{nz}	4	6,63*	47,90*		
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	4,62*	4	5,79*	15,79*		
Pogreška	48		80				

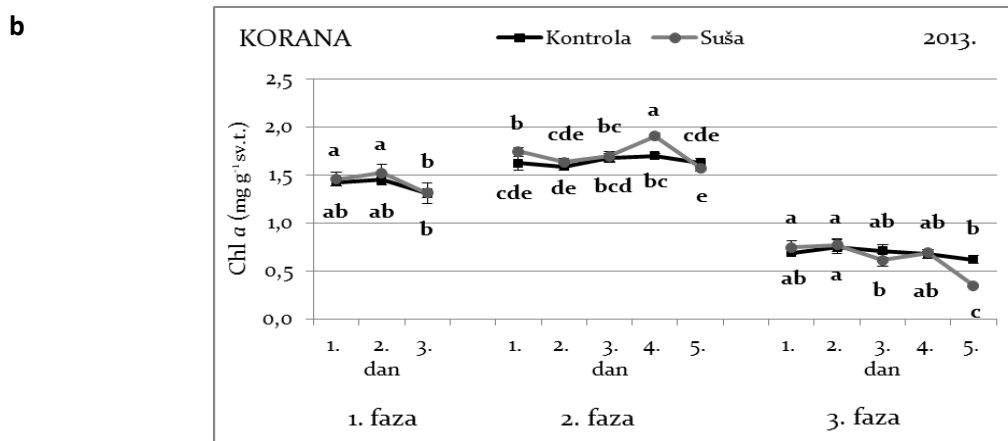
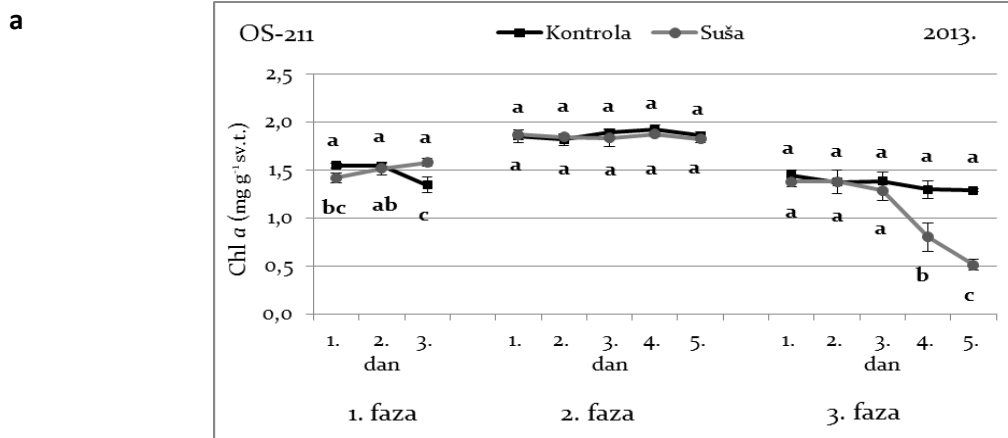
2014.							
		1. faza		2. faza		3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F	F	F
Genotip (G)	1	84,39*	1	110,21*	438,71*		
Tretman (T)	1	31,22*	1	66,38*	63,12*		
Mjerenje (M)	4	15,14*	4	4,57*	6,23*		
Genotip * Tretman	1	6,01*	1	7,63*	16,54*		
Genotip * Mjerenje	4	3,54*	4	3,65*	7,84*		
Tretman * Mjerenje	4	7,97*	4	2,61*	8,14*		
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	4,30*	4	3,16*	2,21 ^{nz}		
Pogreška	80						

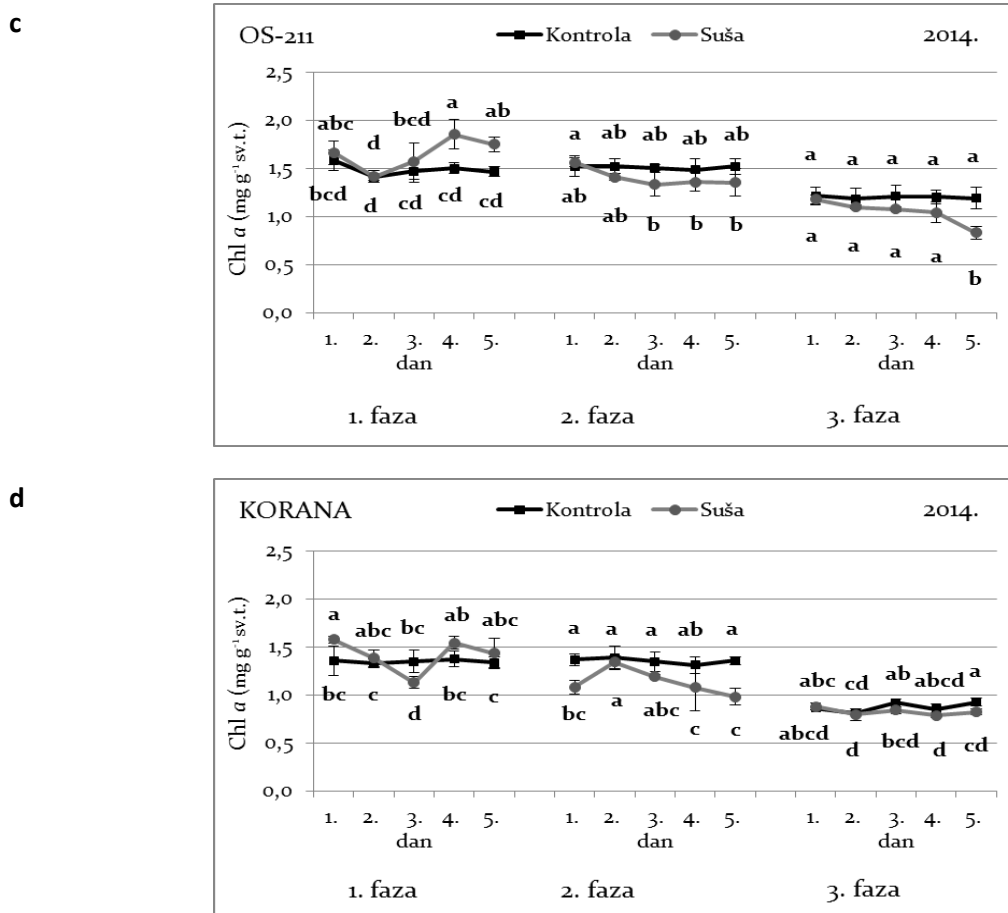
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

Koncentracija klorofila *a* linije OS-211 u prvoj fazi 2013. godine bila je značajno veća u kontroli u odnosu na tretman suše prvog dana mjerenja, dok je trećeg dana tretman suše imao značajno višu vrijednost Chl *a*. Korana nije imala značajnih razlika između tretmana sve dane mjerenja. U drugoj fazi OS-211 nije pokazivala značajnu razliku između tretmana sve dane mjerenja dok je Korana imala značajno više vrijednosti Chl *a* u tretmanu suše u odnosu na kontrolu prvog i četvrtog dana mjerenja. OS-211 je u trećoj fazi imala značajno više vrijednosti Chl *a* u kontroli četvrtog i petog dana, dok je kod Korane isto vrijedilo samo petog dana mjerenja (Slika 24a i 24b).

OS-211 je 2014. godine imala značajno više vrijednosti Chl *a* u tretmanu suše četvrtog i petog dana mjerenja, a Korana samo prvog dana mjerenja, dok je trećeg dana vrijednost u tretmanu suše značajno pala u odnosu na kontrolu. U drugoj fazi OS-211 nije imala značajnih razlika između tretmana sve dane mjerenja dok je Korana imala značajno više vrijednosti Chl *a* u kontroli u odnosu na tretman suše prvog, četvrtog i petog dana mjerenja. U trećoj fazi su oba genotipa imala značajno više vrijednosti u kontroli samo petog dana mjerenja (Slika 24c i 24d).

Vrijednosti Chl *a* su u trećoj fazi 2013. godine kod OS-211 i u drugoj fazi i trećoj fazi 2014. godine kod oba genotipa bile, u prosjeku svih dana mjerenja, niže u tretmanu suše u odnosu na kontrolu. Više vrijednosti ovog parametra u tretmanu suše pojavile su se u drugoj fazi razvoja 2013. godine kod Korane i u prvoj fazi 2014. godine kod OS-211 (Tablica 32 – 34 u Prilozima).





Slika 24. Srednje vrijednosti i standardne devijacije koncentracije klorofila *a* (Chl *a*) izražene u mg/g^{-1} svježe tvari za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.4.3.2. Klorofil *b* (Chl *b*)

Analiza varijance vrijednosti koncentracije klorofila *b* pokazala je da su u prvoj fazi 2013. godine genotip te interakcije $G \times M$ i $T \times M$ imali značajan utjecaj na vrijednosti Chl *b*, dok ostali izvori varijabilnosti u toj fazi nisu bili značajni. Svi izvori varijabilnosti i njihove interakcije u drugoj i trećoj fazi su imali značajan utjecaj na Chl *b*.

U 2014. godini su, osim interakcije $G \times T$ u prvoj i tretmana te interakcija $G \times T$ i $G \times M$ u drugoj fazi, svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na vrijednosti Chl *b* kroz sve tri testirane faze razvoja (Tablica 20).

Tablica 20. Analiza varijance za fotosintetski pigment klorofil *b* (Chl *b*) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

Chl b					
2013.					
		1. faza		2. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F
Genotip (G)	1	28,58*	1	302,52*	482,54*
Tretman (T)	1	2,17 ^{nz}	1	211,55*	42,05*
Mjerenje (M)	2	0,53 ^{nz}	4	33,57*	33,20*
Genotip * Tretman	1	3,48 ^{nz}	1	5,62*	7,27*
Genotip * Mjerenje	2	20,10*	4	9,28*	6,25**
Tretman * Mjerenje	2	3,72*	4	9,05*	17,20*
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	2,69 ^{nz}	4	9,84*	5,98*
Pogreška	48		80		

2014.					
		1. faza		2. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F
Genotip (G)	1	103,94*	1	364,07*	1534,98*
Tretman (T)	1	14,36*	1	0,69 ^{nz}	73,95*
Mjerenje (M)	4	5,67*	4	20,76*	25,77*
Genotip * Tretman	1	2,56 ^{nz}	1	0,57 ^{nz}	40,39*
Genotip * Mjerenje	4	7,17*	4	2,36 ^{nz}	5,22*
Tretman * Mjerenje	4	6,70*	4	19,57*	22,06*
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	5,13*	4	2,84*	10,29*
Pogreška	80				

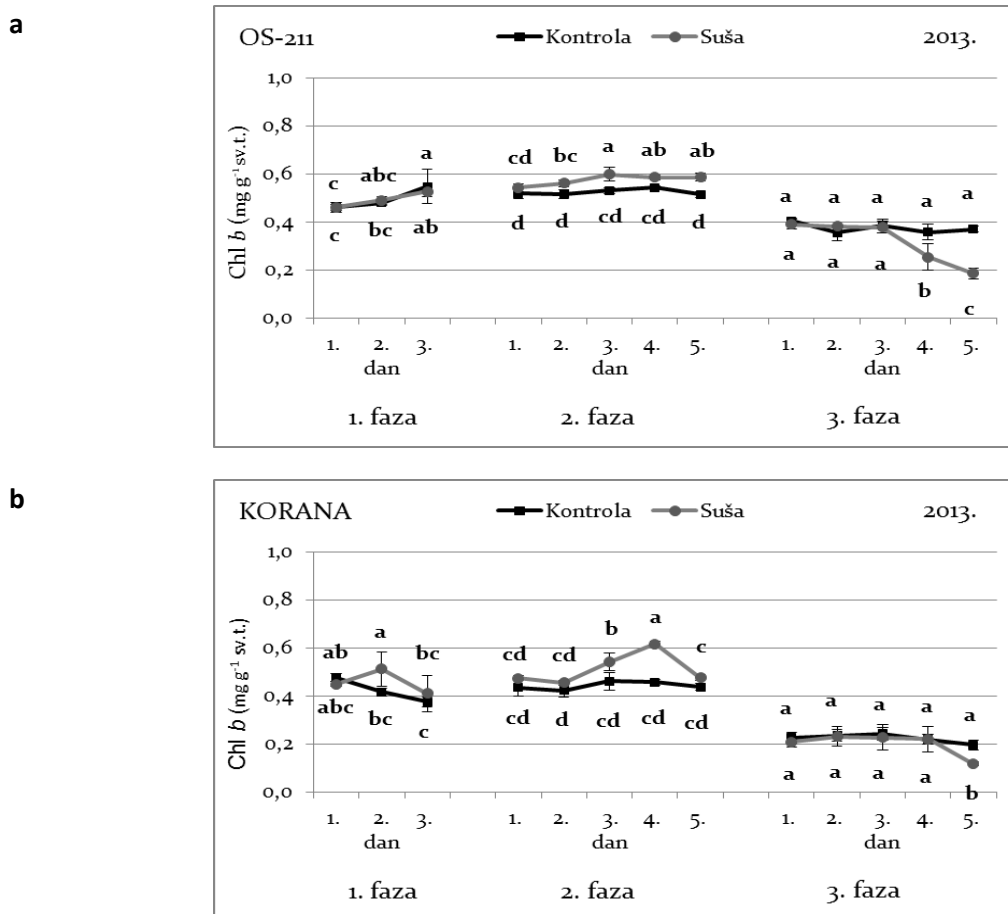
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

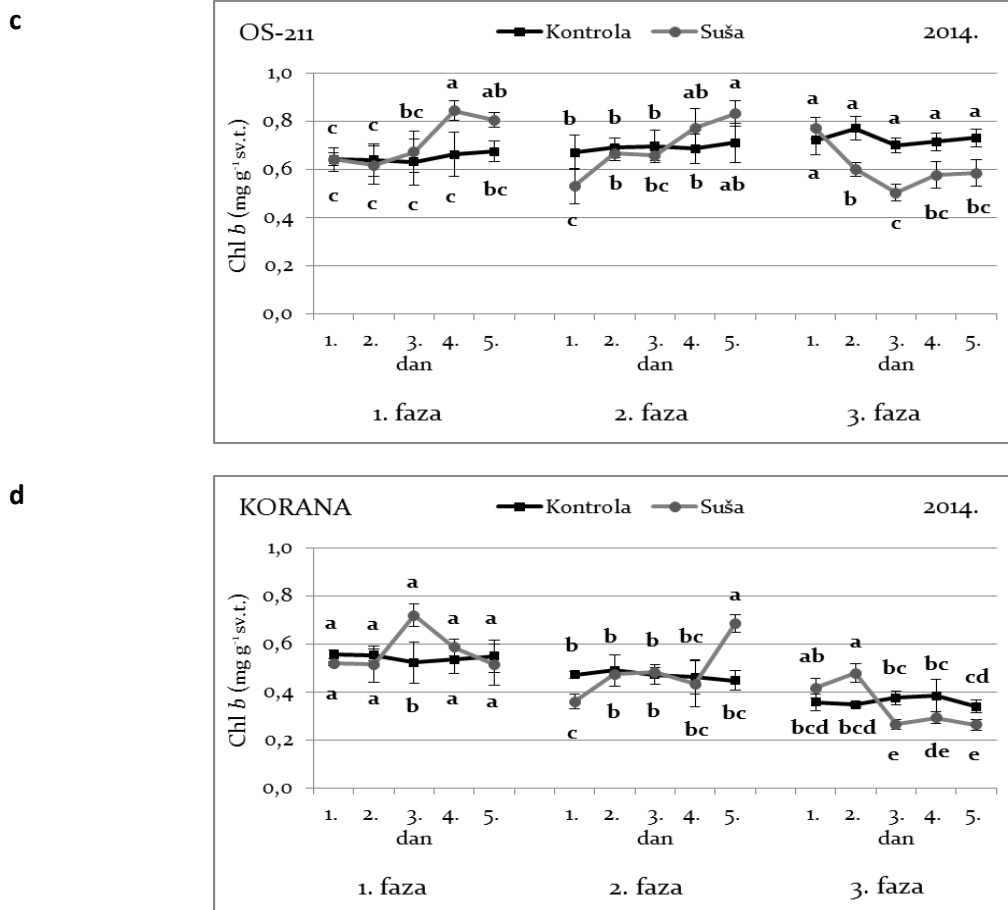
U prvoj fazi 2013. godine OS-211 nije imala značajnih razlika između tretmana u vrijednostima koncentracije Chl *b*, dok je Korana imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše samo drugog dana mjerenja. U drugoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše od drugog do petog dana mjerenja dok je za Koranu isto vrijedilo trećeg i četvrtog dana mjerenja. U trećoj fazi OS-211 je imala značajno više vrijednosti Chl *b* u kontroli četvrtog i petog, a Korana samo petog dana mjerenja (Slika 25a i 25b).

OS-211 je u prvoj fazi razvoja 2014. godine imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše u odnosu na kontrolu četvrtog i petog dana mjerenja, a Korana trećeg dana mjerenja, dok ostale dane nije bilo razlike između tretmana. Prvog dana mjerenja u drugoj fazi su oba genotipa imala značajno više vrijednosti Chl *b* u kontroli. S

obzirom na to da su kod oba genotipa vrijednosti u tretmanu suše rasle od prvog do petog dana, Korana je peti dan mjerenja imala značajno više vrijednosti u tretmanu suše. U trećoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u kontroli od drugog do petog, a Korana od trećeg do petog dana mjerenja s tim da je kod Korane drugog dana mjerenja došlo do značajnog povećanja vrijednosti Chl *b* u tretmanu suše (Slika 25c i 25d).

Vrijednosti Chl *b* su kod OS-211 bile, u prosjeku svih dana mjerenja, niže u tretmanu suše u odnosu na kontrolu u trećoj fazi razvoja i obje godine istraživanja. Više vrijednosti ovog parametra u tretmanu suše pojavljuju se u drugoj fazi razvoja 2013. godine kod oba genotipa i u prvoj fazi razvoja 2014. godine kod OS-211 (Tablica 32 – 34 u Prilozima).





Slika 25. Srednje vrijednosti i standardne devijacije koncentracije klorofila *b* (Chl *b*) izražene u mg/g⁻¹ svježe tvari za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.4.3.3. Omjer klorofila *a* i klorofila *b* (Chl *a/b*)

Analiza varijance vrijednosti omjera klorofila *a* i klorofila *b* pokazala je u prvoj fazi 2013. godine, osim tretmana, mjerenja i interakcije G x T značajan utjecaj svih ostalih izvora varijabilnosti na Chl *a/b*. U drugoj i trećoj fazi su, osim interakcija G x T u drugoj i G x T x M u trećoj fazi koje nisu bile značajne, svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na vrijednosti Chl *a/b*.

U prvoj fazi 2014. godine su osim tretmana i interakcije G x T svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na vrijednosti Chl *a/b*. U drugoj fazi interakcija

G x M, a u trećoj G x T nisu bile značajne dok su svi ostali izvori varijabilnosti imali značajan utjecaj na vrijednosti Chl *a/b* (Tablica 21).

Tablica 21. Analiza varijance za omjer koncentracija klorofila *a* i klorofila *b* (Chl *a/b*) s obzirom na genotipove, tretmane i dane mjerenja te njihove interakcije tijekom faza razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine.

Chl <i>a/b</i>							
2013.							
		1. faza		2. faza		3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	df	F	F	F	
Genotip (G)	1	15,07*	1	51,20*	23,82*		
Tretman (T)	1	1,08 ^{nz}	1	262,58*	5,29*		
Mjerenje (M)	2	2,82 ^{nz}	4	20,45*	5,90*		
Genotip * Tretman	1	3,64 ^{nz}	1	0,12 ^{nz}	8,96*		
Genotip * Mjerenje	2	17,25*	4	3,87*	2,79*		
Tretman * Mjerenje	2	5,90*	4	14,91*	3,24*		
Genotip * Tretman * Mjerenje	2	12,76*	4	3,08*	0,44 ^{nz}		
Pogreška	48		80				

2014.							
		1. faza		2. faza		3. faza	
Izvor varijabilnosti	df	F	F	F	F		
Genotip (G)	1	14,03*	92,87*	415,42*			
Tretman (T)	1	0,34 ^{nz}	26,54*	7,18*			
Mjerenje (M)	4	5,30*	18,65*	23,47*			
Genotip * Tretman	1	0,05 ^{nz}	11,60*	0,04 ^{nz}			
Genotip * Mjerenje	4	4,65*	2,36 ^{nz}	20,26*			
Tretman * Mjerenje	4	7,84*	19,67*	14,73*			
Genotip * Tretman * Mjerenje	4	5,90*	3,82*	11,99*			
Pogreška	80						

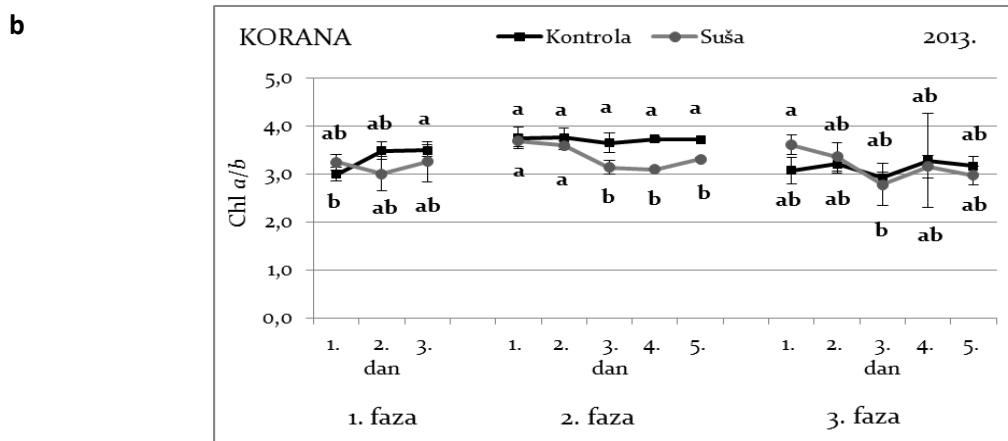
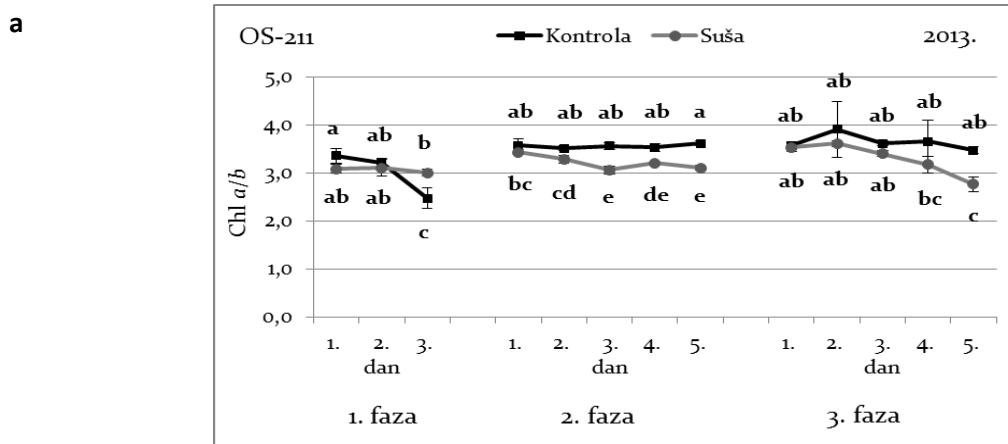
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

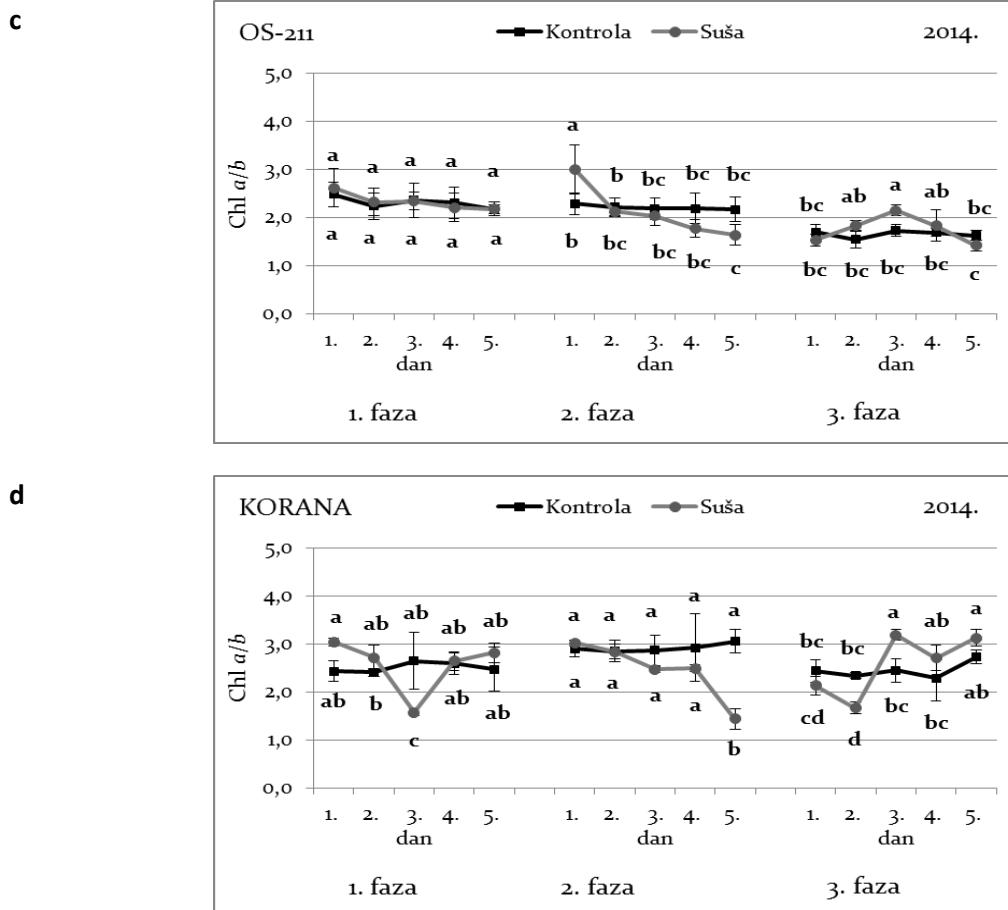
U prvoj fazi 2013. godine OS-211 je imala značajno više vrijednosti Chl *a/b* u tretmanu suše u odnosu na kontrolu trećeg dana mjerenja dok kod Korane nije bilo razlika između tretmana. U drugoj fazi je OS-211 imala značajno više vrijednosti u kontroli od drugog do petog, a Korana od trećeg do petog dana mjerenja. OS-211 je u trećoj fazi samo petog dana mjerenja imala značajno višu vrijednost Chl *a/b* u kontroli dok Korana nije imala značajnih razlika između tretmana (Slika 26a i 26b).

U prvoj fazi 2014. godine OS-211 nije imala značajnih razlika između tretmana, a kod Korane se značajno viša vrijednost Chl *a/b* u kontroli pojavljuje samo trećeg dana mjerenja. U drugoj fazi je OS-211 imala značajno višu vrijednost u tretmanu suše

prvog dana mjerenja, dok je Korana petog dana mjerenja imala značajno višu vrijednost u kontroli. U trećoj fazi su oba genotipa imala značajno više vrijednosti Chl *a/b* u tretmanu suše trećeg dana mjerenja, s tim da je Korana drugog dana mjerenja imala značajno više vrijednosti u kontroli (Slika 26c i 26d).

Vrijednosti omjera Chl *a* i *b* su kod oba genotipa bile, u prosjeku svih dana mjerenja, niže u tretmanu suše u odnosu na kontrolu u drugoj fazi 2013. godine, kod OS-211 i u trećoj fazi, kao i kod Korane u drugoj fazi 2014. godine. U prvoj fazi razvoja kod oba genotipa i obje godine istraživanja nije bilo značajnih razlika između tretmana (Tablica 32 – 34 u Prilozima).





Slika 26. Srednje vrijednosti i standardne devijacije omjera koncentracija klorofila *a* i klorofila *b* (Chl *a/b*) za genotipove OS-211 (a, c) i Koranu (b, d) od prvog do zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Tukeyjevom HSD testu ($p < 0,05$).

3.4.4. Akumulacija fotosintetskih proteina D1, citokrom *f* i Rubisco LSU

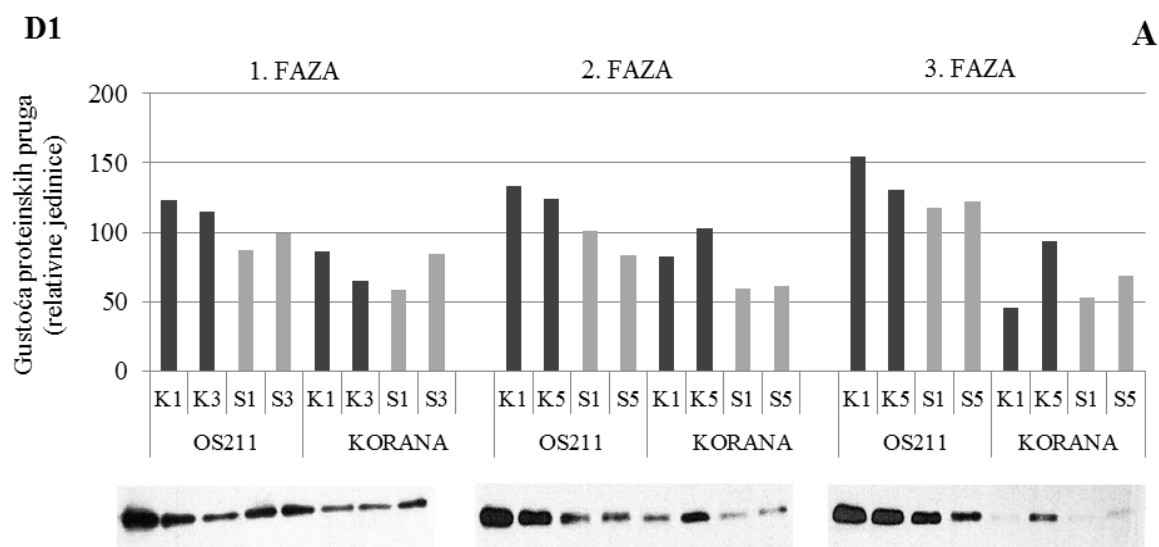
Rezultati imunodetekcije fotosintetskih proteina D1, citokrom *f* (Cyt *f*) i Rubisco LSU dobiveni su vizualizacijom proteinskih pruga uz pomoć kemiluminiscencije. Relativna gustoća proteinskih pruga predstavlja razinu akumulacije proteina prvog i zadnjeg dana mjerenja u kontroli i tretmanu suše kod oba genotipa u tri faze razvoja.

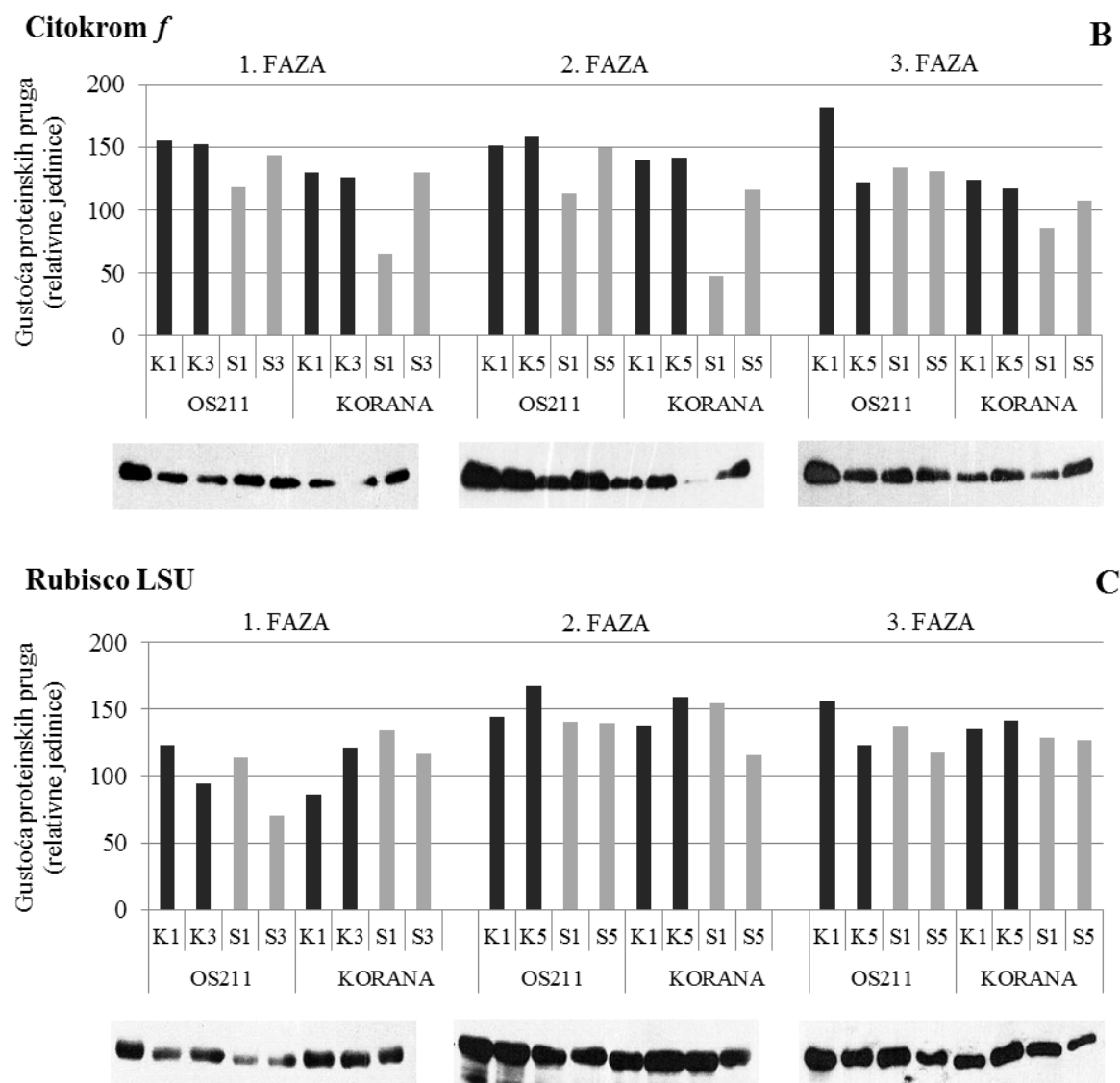
Razine akumulacije proteina D1 su kod OS-211 bile više u kontroli prvog i zadnjeg dana mjerenja u odnosu na tretman suše kroz sve tri faze razvoja. Korana je imala

primjetno slabiju akumulaciju proteina D1 u svim fazama razvoja u usporedbi sa OS-211, s tim da je kod Korane vidljiva nešto viša razina proteina u tretmanu suše u odnosu na kontrolu u prvoj fazi zadnjeg dana mjerenja (Slika 27A).

Razine proteina citokrom *f* su u tretmanu suše bile niže od kontrole prvog dana mjerenja, ali su zadnjeg dana mjerenja bile više u tretmanu suše u odnosu na kontrolu i to kod oba genotipa i u sve tri faze razvoja. Linija OS-211 je imala višu razinu proteina Cyt *f* u odnosu na Koranu u kontroli i tretmanu suše kao i svim fazama razvoja (Slika 27B).

OS-211 je u prvoj fazi razvoja imala primjetno niže razine proteina Rubisco u tretmanu suše prvog i zadnjeg dana mjerenja, dok je u drugoj i trećoj fazi razlika između tretmana prisutna, ali ne i toliko izražena. Korana je u prve dvije faze razvoja imala višu razinu proteina u tretmanu suše prvog dana mjerenja, ali je zadnjeg dana ta razina bila niža u odnosu na kontrolu, posebno u drugoj fazi razvoja. U trećoj fazi razvoja je prvog i zadnjeg dana mjerenja Korana imala malo niže razine proteina u tretmanu sušom u odnosu na kontrolu (Slika 27C).





Slika 27. Relativna gustoća proteinskih pruga proteina D₁ (A), citokrom *f* (B) i Rubisco LSU (C) genotipova OS-211 i Korana prvog i zadnjeg dana mjerenja u kontroli (1K i 3K, 1K i 5K – tamni stupci) i tretmanu suše (1S i 3S, 1S i 5S – svijetli stupci) kroz tri faze razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza - početak formiranja mahuna i 3. faza - puni razvoj (nalijevanje) zrna) 2013. godine.

3.5. Komponente prinosa zrna soje

Analizom varijance testirane su vrijednosti komponenti prinosa posebno u svakoj godini istraživanja, pri čemu su izvori varijabilnosti bili faze razvoja, tretmani, genotipovi i njihove interakcije. LSD testom su testirane razlike između genotipova i tretmana, posebno za svaku fazu razvoja i godinu istraživanja.

Srednje vrijednosti i standardne devijacije komponenti prinosa za OS-211 i Koranu u kontroli i tretmanu suše kroz sve tri faze razvoja 2013. i 2014. godine nalaze se u tablicama 32 – 34 u Prilozima.

Analiza varijance vrijednosti komponenti prinosa za 2013. godinu pokazala je značajan utjecaj faze razvoja, tretmana i genotipa na sve komponente prinosa osim žetvenog indeksa koji nije bio pod utjecajem faza razvoja u kojima su izvršeni tretmani. Interakcija F x T imala je značajan utjecaj na broj etaža, broj mahuna i masu zrna, a interakcija F x G na visinu biljke, broj etaža, broj mahuna i broj zrna. Ostale interakcije nisu imale značajan utjecaj na komponente prinosa zrna (Tablica 22).

Tablica 22. Analiza varijance za komponente prinosa s obzirom na faze, tretmane i genotipove te njihove interakcije u 2013. godini.

2013.		Visina biljke	Broj etaža	Broj mahuna	Broj zrna	Masa zrna	Žetveni indeks
Izvor varijabilnosti	df	F					
Faza (F)	2	11,60*	15,17*	12,73*	11,17*	13,43*	0,11 ^{nz}
Tretman (T)	1	20,65*	13,86*	85,71*	24,78*	93,67*	6,13*
Genotip (G)	1	530,90*	105,59*	123,42*	108,26*	138,17*	6,11*
F * T	2	1,14 ^{nz}	5,48*	3,83*	2,59 ^{nz}	3,36*	0,13 ^{nz}
F * G	2	7,70*	3,26*	3,05*	4,84*	0,55 ^{nz}	0,0001 ^{nz}
T * G	1	0,03 ^{nz}	3,75 ^{nz}	0,69 ^{nz}	0,74 ^{nz}	0,94 ^{nz}	0,13 ^{nz}
F * T * G	2	0,63 ^{nz}	2,82 ^{nz}	1,29 ^{nz}	0,05 ^{nz}	0,54 ^{nz}	0,12 ^{nz}
Pogreška	204						

* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

Faza razvoja je 2014. godine imala značajan utjecaj samo na broj mahuna i masu zrna dok su tretman i genotip imali značajan utjecaj na sve komponente prinosa osim žetvenog indeksa koji nije bio pod utjecajem tretmana. Interakcija F x T je imala značajan utjecaj samo na broj mahuna dok ostale interakcije nisu bile značajne za istraživane komponente prinosa zrna (Tablica 23).

Tablica 23. Analiza varijance za komponente prinosa s obzirom na faze, tretmane i genotipove te njihove interakcije u 2014. godini.

2014.		Visina biljke	Broj etaža	Broj mahuna	Broj zrna	Masa zrna	Žetveni indeks
Izvor varijabilnosti	df	F					
Faza (F)	2	1,72 ^{nz}	1,27 ^{nz}	6,72*	1,27 ^{nz}	4,87*	0,30 ^{nz}
Tretman (T)	1	11,62*	6,92*	30,98*	14,17*	39,80*	1,94 ^{nz}

Genotip (G)	1	17,39*	92,97*	633,04*	1065,44*	378,00*	12,29*
F * T	2	1,15 ^{nz}	0,51 ^{nz}	5,20*	0,99 ^{nz}	2,97 ^{nz}	0,34 ^{nz}
F * G	2	1,51 ^{nz}	2,10 ^{nz}	0,84 ^{nz}	0,15 ^{nz}	0,64 ^{nz}	0,003 ^{nz}
T * G	1	1,94 ^{nz}	0,10 ^{nz}	0,32 ^{nz}	0,62 ^{nz}	0,68 ^{nz}	0,09 ^{nz}
F * T * G	2	0,22 ^{nz}	0,74 ^{nz}	1,01 ^{nz}	0,08 ^{nz}	0,86 ^{nz}	0,28 ^{nz}
Pogreška	312						

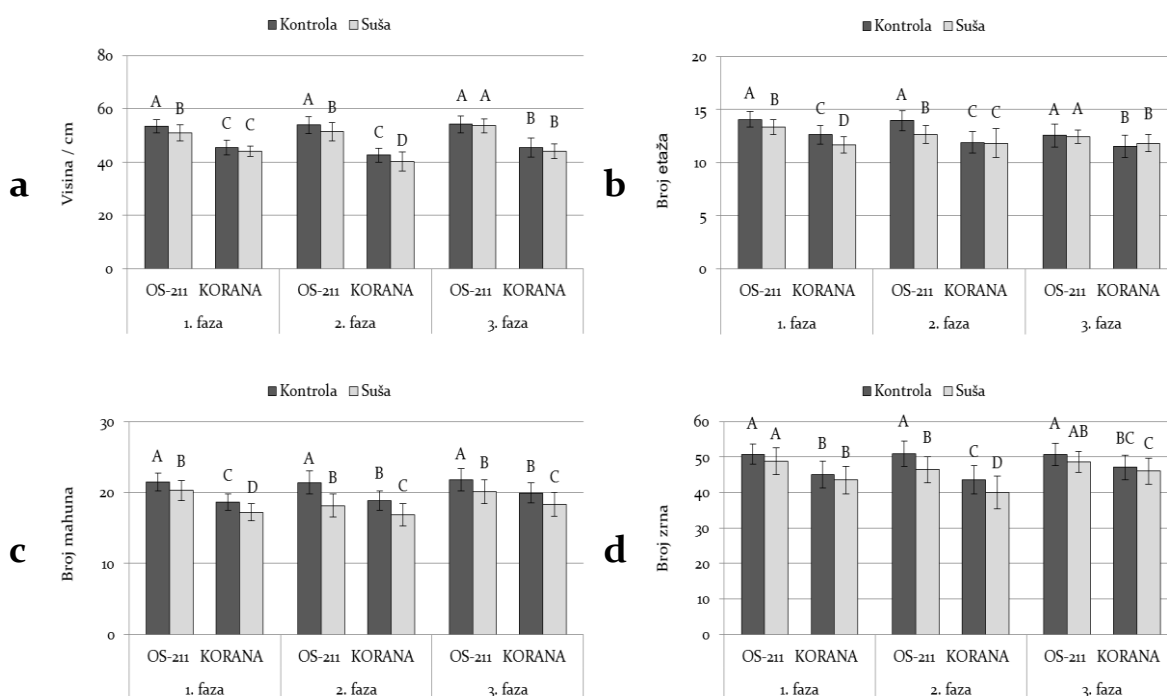
* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno; df - stupnjevi slobode

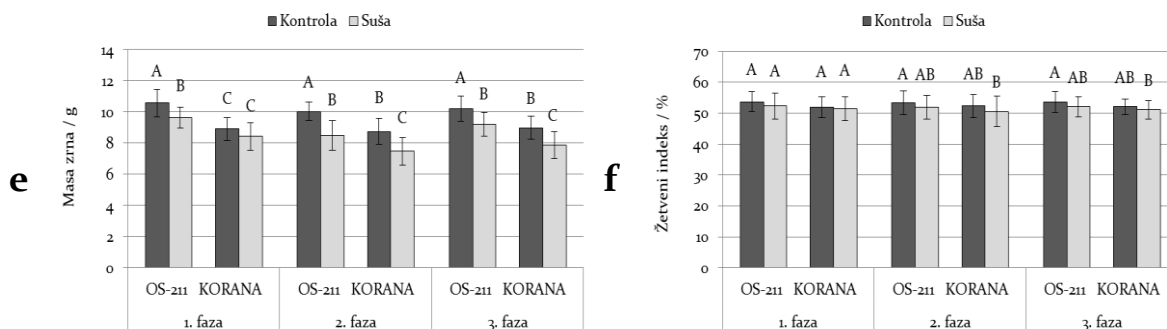
Linija OS-211 je 2013. godine imala značajno veće srednje vrijednosti svih komponenti prinosa, osim žetvenog indeksa, od sorte Korane, u oba tretmana i svim fazama razvoja (Slika 28a - 28f).

Značajno veće vrijednosti u kontroli u odnosu na tretman suše imali su:

- za visinu biljke, OS-211 u prvoj i drugoj fazi razvoja te Korana u drugoj fazi razvoja (Slika 28a).
- za broj etaža, u prvoj fazi razvoja oba genotipa, kao i u drugoj fazi OS-211 (Slika 28b).
- za broj mahuna, oba genotipa u svim fazama razvoja (Slika 28c).
- za broj zrna, oba genotipa samo u drugoj fazi razvoja (Slika 28d).
- za masu zrna, OS-211 u svim fazama razvoja te Korana u drugoj i trećoj fazi razvoja (Slika 28e).

Vrijednosti žetvenog indeksa nisu bile značajno različite između genotipova kao ni između tretmana u svim fazama razvoja (Slika 28f).





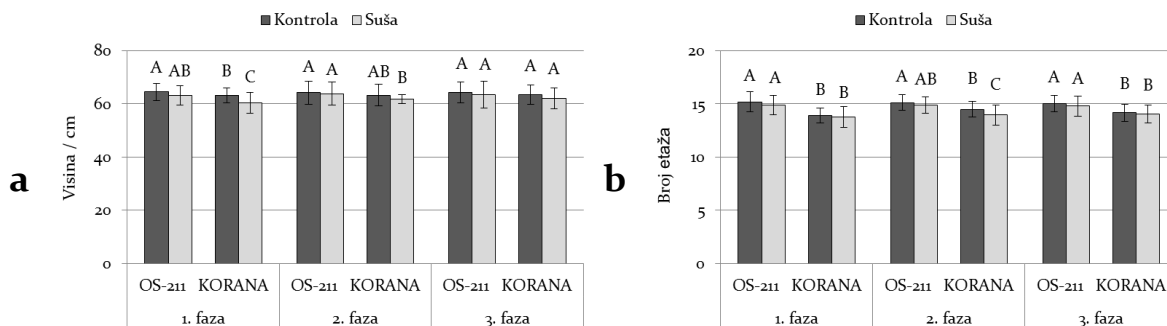
Slika 28. Srednje vrijednosti i standardne devijacije komponenti prinosa: (a - visina biljke u cm; b - broj etaža po biljci; c - broj mahuna po biljci; d - broj zrna po biljci; e - masa zrna u gramima; f - žetveni indeks u postotcima) u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2013. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu ($p < 0,05$). LSD vrijednosti za sve komponente prinosa u tri faze razvoja nalaze se u Tablici 36. u Prilozima.

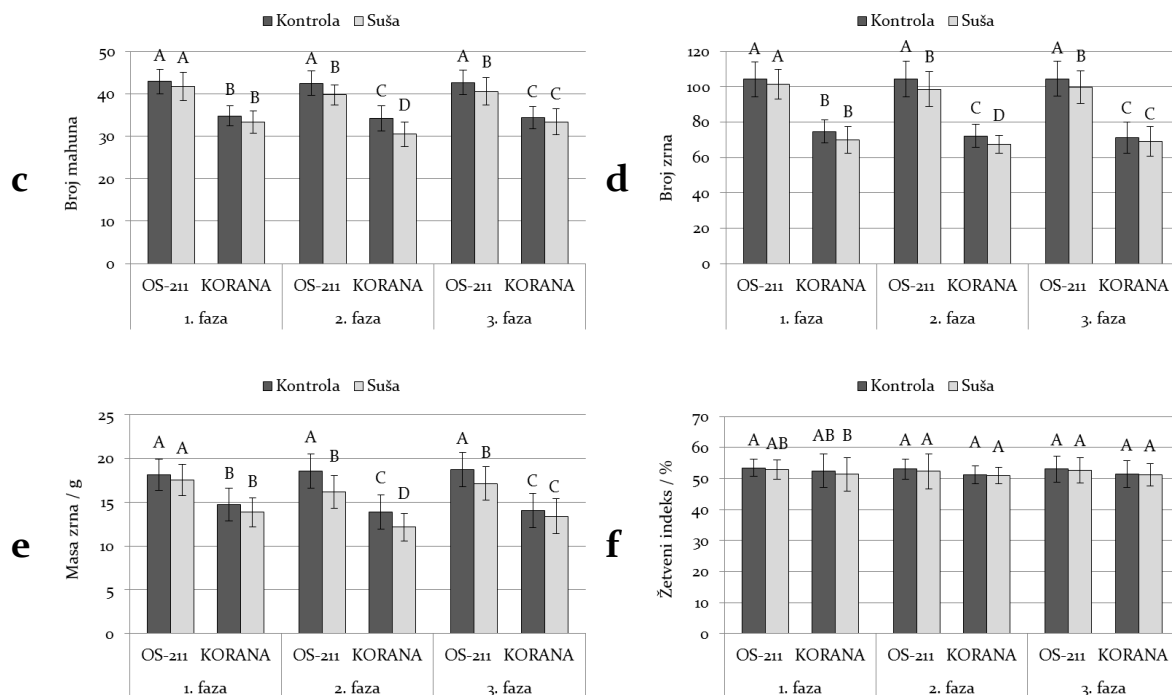
Linija OS-211 je 2014. godine imala značajno veće srednje vrijednosti svih komponenti prinosa od Korane, osim visine biljke i žetvenog indeksa, u oba tretmana i svim fazama razvoja (Slika 29a - 29f).

Značajno veće vrijednosti u kontroli u odnosu na tretman suše imali su:

- za visinu biljke, Korana u prvoj fazi razvoja (Slika 29a).
- za broj etaža, Korana u drugoj fazi razvoja (Slika 29b).
- za broj mahuna i masu zrna, oba genotipa u drugoj fazi razvoja kao i OS-211 u trećoj fazi razvoja (Slika 29c i 29e).
- za broj zrna, oba genotipa u drugoj fazi razvoja te OS-211 u trećoj fazi razvoja (Slika 29d).

Vrijednosti žetvenog indeksa, kao i u 2013. godini, nisu bile značajno različite između genotipova, kao ni između tretmana u svim fazama razvoja (Slika 29f).





Slika 29. Srednje vrijednosti i standardne devijacije komponenti prinosa: (a - visina biljke u cm; b - broj etaža po biljci; c - broj mahuna po biljci; d - broj zrna po biljci; e - masa zrna u gramima; f - žetveni indeks u postotcima) u kontroli i tretmanu suše tijekom 1. (početak cvatnje), 2. (početak formiranja mahuna) i 3. (puni razvoj (nalijevanje) sjemena) faze razvoja 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu ($p < 0,05$). LSD vrijednosti za sve komponente prinosa u tri faze razvoja nalaze se u Tablici 36. u Prilozima.

4. RASPRAVA

Suša uzrokovana nedovoljnim sadržajem vode u tlu tijekom vegetacijske sezone, a posebice u kritičnim fazama razvoja usjeva jedan je od najčešćih ograničavajućih čimbenika poljoprivredne proizvodnje te je rješavanje ovog problema postao prioritet kako za agronome tako i za oplemenjivače (Lauer i sur., 2012; Zivcak i sur., 2017). Mnogi istraživači su proučavali utjecaj stresa suše na soju u kritičnim fazama razvoja (cvatnja, formiranje mahuna i nalijevanje sjemena) i zaključili kako stres uzrokovan nedostatkom vode uzrokuje smanjenje stope fotosinteze i dovodi do poremećaja u metabolizmu ugljikohidrata što zajednički rezultira smanjenjem količine asimilata dostupnih plodonosnim organima biljke (Dybing i sur., 1986; Eck i sur., 1987; Pelleschi i sur., 1997; Kim i sur., 2000).

Odgovor biljke na stres genetski je uvjetovan i specifičan za svaku kulturu prema morfološkim, fiziološkim i biokemijskim promjenama koje se događaju na razini stanice pod utjecajem stresa. Zbog toga je od posebne važnosti istražiti utjecaj stresa suše na germplazmu soje korištenu u oplemenjivačkim programima kako bi se dobivene informacije mogle upotrijebiti u svrhu selekcije i stvaranja kultivara tolerantnih na ovaj abiotski stres.

U istraživanju provedenom 2012. godine je na 13 genotipova soje u dva tretmana (kontrola i tretman suše) i tri faze razvoja (početak cvatnje, početak formiranja mahuna i puni razvoj (nalijevanje) sjemena) mjerena fluorescencija klorofila *a*. Prinos zrna je mjerena nakon zriobe. Pomoću klaster analize prikazano je grupiranje genotipova i njihova međusobna udaljenost prema parametrima fotosintetske učinkovitosti, a analizom varijance i LSD testom utvrđene su razlike između genotipova na osnovu rezultata prinosa zrna.

Genotipovi koji su u kontrolnom tretmanu, prema LSD testu ($p < 0,05$), imali više prinose (S₄, S₉, S₁₀, S₁₁ i S₁₂) (Slika 9A) su se i prema klaster analizi parametara fotosinteze u kontrolnom tretmanu grupirali u posebnu podgrupu (2b₁) (Slika 7). Genotipovi S₇, S₈ i S₁₃ imali su niži prinos (Slika 9A) i također su formirali poseban klaster tj. grupu 1 (Slika 7).

Prema rezultatima prinosa zrna izdvojili su se genotipovi S₁₃ sa najnižim i S₄ sa najvišim prinosom zrna u kontroli i tretmanu suše (Slika 9A i 9B), a klaster analiza pokazala je kako navedena dva genotipa pripadaju posebnim grupama (klasterima) što ukazuje i na njihovu međusobnu udaljenost prema parametrima fotosintetske učinkovitosti (Slika 8).

Tolerantnim na sušu smatraju se kultivari koji imaju značajno viši prinos od drugih kultivara u stresnim uvjetima nedostatka vode (Sneller i Dombek, 1997), te je stoga za daljnja istraživanja izabran genotip koji je u kontrolnom i tretmanu suše imao značajno najviši prinos u odnosu na ostale testirane genotipove, kao i genotip s najnižim prinosom u oba tretmana.

Budući pomaci u potencijalu prinosa najvjerojatnije mogu biti dobiveni kroz povećanje fotosintetske produktivnosti u optimalnim, ali i stresnim uvjetima okoline. Ova činjenica naglašava važnost fotosintetskih mjerenja, pogotovo onih baziranih na neinvazivnim tehnikama korisnim u procesu selekcije genotipova, koje pomažu u identifikaciji različitih osjetljivih komponenti i važnih zaštitnih mehanizama unutar fotosintetskog aparata (Zivcak i sur., 2017).

Genotipovi koji su izdvojeni kao najudaljeniji prema analizi parametara fotosintetske učinkovitosti i prinosa zrna (S₄ – OS-211 i S₁₃ – Korana) testirani su kroz još dvije godine istraživanja (2013. i 2014.) u tri faze razvoja (1. faza - početak cvatnje, 2. faza – početak formiranja mahuna i 3. faza – puni razvoj (nalijevanje) sjemena) u kontroli i tretmanu suše. Na njima je isto tako mjerena fluorescencija klorofila *a* uz analize koje uključuju određivanje relativnog sadržaja vode u listu, razine lipidne peroksidacije, fotosintetskih pigmenata i proteina, te komponenti prinosa zrna.

4.1. Fotosintetska učinkovitost genotipova soje u uvjetima suše

Fotosustav II (PSII) glavno je mjesto oštećenja fotosintetskog sustava biljke pod utjecajem okolišnog stresa (Hankamer i sur., 1997) te je stoga razumijevanje njegove jedinstvene biokemije od velike važnosti za razumijevanje promjena u učinkovitosti fotosinteze. Fluorescencija klorofila *a* koju emitiraju više biljke nakon osvjetljenja nosi puno informacija o strukturi i funkciji fotosintetskog aparata. Ove informacije se dijele na osnovne parametre izvedene direktno iz porasta fluorescencije i na biofizikalne parametre izračunate iz osnovnih parametara (Strasser i sur., 2010).

Među osnove parametre spada relativna varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_J) i na I stupnju (V_I). Varijabilna fluorescencija na J stupnju opisuje vjerojatnost s kojom uhvaćeni eksciton pomiče elektron u lanac prijenosa elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A i predstavlja trenutni maksimum reduciranog Q_A , dok I korak opisuje daljnju redukciju Q_A i Q_B (Strasser i sur., 2004; Stirbet i Govindjee, 2011).

U ovom istraživanju parametri V_J i V_I su pokazali najveće povećanje vrijednosti zadnjeg dana mjerenja u tretmanu suše (Slika 10a – 10d i 11a – 11d), s tim da je u prosjeku svih dana mjerenja povećanje V_J 2013. godine bilo prisutno u tretmanu suše u sve tri faze razvoja, a 2014. samo u fazama formiranje mahuna (2. faza) i razvoj sjemena (3. faza), dok su u cvatnji (1. faza) vrijednosti u tretmanu suše bile niže od kontrole (Tablica 26 – 31 u Prilozima). Povećanje vrijednosti V_J u testiranim genotipovima pokazuje da je reoksidacija Q_A bila ograničena, što je uzrokovalo

smanjenje prijenosa elektrona (Strasser i sur., 2004). Akumulacija reduciranog Q_A i nemogućnost daljnjeg prijenosa elektrona na Q_B je vjerojatni uzrok porasta vrijednosti varijabilne fluorescencije na I stupnju koje su u ovom istraživanju, u prosjeku svih dana mjerenja, bile više u tretmanu suše u sve tri faze razvoja i obje godine istraživanja (Tablica 26 – 31 u Prilozima). Franić i sur. (2017) su na linijama kukuruza izloženim stresu suše također utvrdili povećane vrijednosti V_J i V_L , te navode da je akumulacija reduciranog Q_A razlog inhibicije prijenosa elektrona što može imati negativan utjecaj na učinkovitost tamnih reakcija fotosinteze (Kalaji i sur., 2014).

Korana je u tretmanu suše, u prosjeku svih dana mjerenja, imala značajno više vrijednosti parametara V_J od OS-211 u fazi cvatnje i razvoja sjemena i obje godine istraživanja što upućuje na to da je u navedenim fazama razvoja imala otežanu reoksidaciju Q_A zbog nemogućnosti prijenosa elektrona dalje od primarnog akceptora (Strasser i sur., 2004). To potvrđuju i vrijednosti parametra prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_o/(TR_o-ET_o)$) koje su bile značajno niže kod Korane u usporedbi sa OS-211, također u fazama cvatnja i razvoj sjemena u obje godine istraživanja (Tablica 26 – 31 u Prilozima).

Maksimalni kvantni prinos PSII (F_v/F_m) daje informacije o proporciji svjetlosti apsorbirane od strane klorofila u PSII i iskorištene u fotokemijskim procesima (Strasser i sur., 2000) te je jedan od najčešće korištenih parametara fluorescencije klorofila *a* u istraživanjima utjecaja okolišnog stresa na aktivnost fotosinteze. Ipak, ovaj parametar je vrlo neosjetljiv na promjene u statusu puči i smanjenje relativnog sadržaja vode u listu te ga se ne može koristiti za praćenje ranih simptoma utjecaja stresa izazvanog sušom (Bukhov i Carpentier, 2004; Ohashi i sur., 2006). To potvrđuju i rezultati ovog istraživanja jer 2013. godine stres suše nije utjecao na parametar F_v/F_m u fazama cvatnja (1. faza) i formiranje mahuna (2. faza), kao i 2014. godine u fazi razvoja sjemena (3. faza) (Tablica 7). Ipak, ako suša u poljskim uvjetima potraje duže vremena, smanjenje vrijednosti parametra F_v/F_m može biti drastično (Živčák i sur., 2008). U ovom istraživanju se u prosjeku svih dana mjerenja značajno smanjenje vrijednosti F_v/F_m u tretmanu suše pojavilo u fazi razvoja sjemena 2013. godine kod Korane, te u fazi formiranja mahuna kod oba genotipa 2014. godine (Tablica 28 i 30 u Prilozima). Relativna vrijednost parametra F_v/F_m se za većinu biljnih vrsta u optimalnim uvjetima kreće oko 0,83 (Björkman i Demmig-Adams, 1995), ali se prema Bolhar-Nordenkampf i sur. (1989) smatra da je fotosintetski aparat biljaka efikasan dokle god se vrijednosti F_v/F_m kreću između 0,75 i 0,85 relativnih jedinica. To znači da, bez obzira na razlike između tretmana u vrijednostima F_v/F_m , stres izazvan sušom nije u većoj mjeri utjecao na ovaj parametar jer se vrijednosti nisu spuštale ispod 0,75 relativnih jedinica. Ovi rezultati pokazuju da je fotokemija PSII otporna na umjereni stres suše. To potvrđuje i istraživanje Brestic i sur. (1995) koji su izmjerili vrlo male promjene u vrijednostima

F_v/F_m na listovima graha podvrgnutim stresu suše u trajanju od 15 dana, a Miyashita i sur. (2005) su zabilježili smanjenje vrijednosti F_v/F_m na listovima graha tek sedmog dana suše. Isto tako su Ohashi i sur. (2006) istraživanjem utjecaja stresa suše na soju otkrili da fotosintetski prijenos elektrona i F_v/F_m nisu bili pod utjecajem nedostatka vode, a Balouchi (2010) je istraživajući genotipove pšenice u ranoj fazi razvoja dobio više vrijednosti F_v/F_m u stresnim uvjetima suše i visokih temperatura.

S druge strane, više istraživanja je potvrdilo korisnost ovog parametra u identifikaciji genotipova tolerantnih na sušu (Li i sur., 2006; Woo i sur., 2008; Faraloni i sur., 2011). Li i sur. (2006) su otkrili da su vrijednosti parametra F_v/F_m bile više kod genotipova ječma tolerantnih na sušu u odnosu na niže vrijednosti kod osjetljivih genotipova u uvjetima stresa izazvanog sušom. Prema rezultatima ovog istraživanja linija OS-211 je bila tolerantnija na stresne uvjete nedostatka vode od Korane jer je u prosjeku svih dana mjerenja, u obje godine istraživanja i sve tri faze razvoja imala značajno više vrijednosti F_v/F_m u tretmanu suše od Korane (Tablica 26 - 31 u Prilozima).

Gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS_o) je parametar koji opisuje koncentraciju aktivnih reakcijskih središta PSII po ekscitiranoj površini (Strasser i sur., 2000). U ovom istraživanju se RC/CS_o smanjio s povećanjem stupnja dehidracije što znači da je ovaj parametar vrlo ovisan o sadržaju vode u listu. To potvrđuju i vrijednosti RWC-a koje su, kao i vrijednosti RC/CS_o , bile niže 2013. godine u usporedbi s 2014. godinom kod oba genotipa i u svim fazama razvoja (Tablica 26 - 34 u Prilozima).

U prosjeku svih dana mjerenja 2013. godine oba su genotipa imala niže vrijednosti RC/CS_o u tretmanu suše u odnosu na kontrolu u fazama formiranje mahuna (2. faza) i razvoja sjemena (3. faza), dok su u fazi cvatnje (1. faza) 2013. godine vrijednosti RC/CS_o bile više u tretmanu suše, a 2014. godine u kontroli (Tablica 26 - 31 u Prilozima). Sličan pad vrijednosti ovog parametra pokazuje i rad Fghire i sur. (2016) koji su istražujući utjecaj stresa suše na kvinoju kroz dvije vegetacijske sezone i pet faza razvoja dobili smanjene vrijednosti parametra RC/CS_o u svim fazama razvoja i u obje godine istraživanja. Isti autori su zabilježili i povećanje u vrijednostima apsorpcije fotona (ABS/RC), protoka uhvaćenih fotona (TR_o/RC) i rasipanja ekscitacijske energije (DI_o/RC) po aktivnom reakcijskom središtu (RC) u tretmanu suše što se također podudara s rezultatima ovog istraživanja. Takvi rezultati indiciraju da se vrijednosti ABS/RC i TR_o/RC povećavaju u uvjetima suše zbog inaktivacije određenog broja reakcijskih središta PSII (Van Heerden i sur., 2007; Gomes i sur., 2012), te da se omjer ukupnog rasipanja energije u odnosu na broj aktivnih reakcijskih središta (DI_o/RC) povećava zbog visokog rasipanja neaktivnih reakcijskih središta (Strasser i sur., 2000).

ABS/RC predstavlja efektivnu veličinu antena kompleksa aktivnih reakcijskih središta i računa se kao ukupan broj fotona apsorbiranih od strane molekula klorofila svih reakcijskih središta podjeljen s ukupnim brojem aktivnih RC. Omjer aktivnih i neaktivnih reakcijskih središta uvjetuje količinu apsorbirane svjetlosti te s povećanjem broja neaktivnih reakcijskih središta raste i omjer ABS/RC (Strasser i sur., 2000; Tsimilli-Michael i sur., 2000; Mehta i sur., 2010).

Povećanje omjera ABS/RC u uvjetima stresa izazvanog sušom događa se zbog inaktivacije određenog broja Q_A reducirajućih reakcijskih središta PSII (Van Heerden i sur., 2007; Gomes i sur., 2012) što je potvrđeno i ovim istraživanjem jer se gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS_0) značajno smanjila u tretmanu suše, što je bilo najizraženije u fazama formiranje mahuna (2. faza) i razvoj sjemena (3. faza), i to četvrtog i petog dana mjerenja (Slika 13a – 13d). Lepeduš i sur. (2009) su više vrijednosti parametra ABS/RC povezali sa smanjenim omjerom klorofila *a* i *b* ($Chl\ a/b$) te su došli do zaključka kako je povećanje u veličini antena kompleksa uzrokovalo preopterećenje PSII s elektronima što je uzrokovalo povećanje protonskog gradijenta preko tilakoidne membrane te je dio aktivnih RC preuzeo ulogu rasipanja viška energije (tzv. „utišana reakcijska središta“). Utišana RC pretvaraju violaksantin u zeaksantin i pri tome emitiraju energiju u obliku topline (Critchley, 2000) zbog čega rastu vrijednosti DI_0/RC . Rezultati ovog rada su u skladu s navedenim istraživanjem jer su vrijednosti parametara ABS/RC i DI_0/RC u prosjeku svih dana mjerenja bile značajno više u tretmanu suše kod oba genotipa i u obje godine istraživanja u fazama formiranje mahuna i razvoj sjemena (Tablica 26 - 31 u Prilozima), dok se omjer $Chl\ a/b$ u tretmanu suše smanjio, također u fazama formiranje mahuna i razvoj sjemena 2013. godine, te u fazi formiranja mahuna 2014. godine (Slika 26a – 26d) (Tablica 33 i 34 u Prilozima).

Dio apsorbirane ekscitacijske energije koji nije izgubljen u obliku topline ili fluorescencije je „uhvaćen“ molekulama klorofila reakcijskih središta (TR_0/RC) i predstavlja energiju koja reducira elektronski akceptor Q_A u Q_A^- i zatim ga ponovno reoksidira u Q_A , što čini osnovu prijenosa elektrona fotosintetskog sustava (Strasser i sur., 2000).

U ovom istraživanju je povećanje u vrijednostima apsorpcije (ABS/RC) bilo praćeno povećanjem količine uhvaćenih fotona jer je parametar TR_0/RC kod oba genotipa i u obje godine istraživanja, u prosjeku svih dana mjerenja imao više vrijednosti u tretmanu suše u odnosu na kontrolu u fazama formiranje mahuna (2. faza) i razvoj sjemena (3. faza), dok u fazi cvatnje (1. faza) nije bilo razlike između tretmana (Tablica 26 - 31 u Prilozima). Povećanje vrijednosti parametara ABS/RC, TR_0/RC i DI_0/RC i to za 100, 69,4 i 209,5 % u uvjetima stresa izazvanog sušom, kao i smanjenje u RC/CS_0 utvrdili su i Lee i sur. (2016).

Više vrijednosti parametara ABS/RC i TR_0/RC pokazuju da neaktivna reakcijska središta otpuštaju apsorbiranu energiju nefotokemijski, tj. u obliku topline, što se

može registrirati povećanjem u vrijednostima rasipanja energije (DI_o/RC) (Nussbaum i sur., 2001). Gubitak energije na ovaj način je indikator strukturne promjene određenog broja reakcijskih središta, koji se još nazivaju „tiha“ reakcijska središta jer mogu učinkovito apsorbirati ekscitacijsku energiju, ali nisu u mogućnosti reducirati Q_A nego umjesto toga suvišak energije gube u obliku topline (Strasser i sur., 2004; Yusuf i sur., 2010). Povećanje parametara ABS/RC i TR_o/RC također ukazuje na to da je došlo do rasta veličine antena kompleksa reakcijskih središta, koje zajedno s povećanjem DI_o/RC predstavlja aklimatizacijski odgovor biljke na nedostatak vode (Falqueto i sur., 2010; Van Heerden i sur., 2007).

Najveće smanjenje RC/CS_o , kao i povećanje ABS/RC i TR_o/RC zabilježeno je četvrtog i petog dana mjerenja u tretmanu suše (Slika 13, 14 i 15), s tim da su kod Korane vrijednosti RC/CS_o značajno pale već prvog dana, dok se to kod OS-211 dogodilo tek trećeg dana mjerenja u suši (Slika 13a – 13d). Uz to je OS-211, u prosjeku svih dana mjerenja u tretmanu suše, imala više vrijednosti RC/CS_o i niže vrijednosti ABS/RC i TR_o/RC od Korane u fazi razvoja sjemena obje godine istraživanja, te u fazi cvatnje 2014. godine, što znači da je u ovim fazama razvoja stres izazvan nedostatkom vode kod OS-211 imao manji utjecaj na protok energije po aktivnom reakcijskom središtu te samim time i na učinkovitost prijenosa elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A^- ($ET_o(TR_o-ET_o)$) što potvrđuju i više vrijednosti parametra F_v/F_m koje je OS-211, u odnosu na Koranu imala u sve tri faze razvoja i obje godine istraživanja (Tablica 26 - 31 u Prilozima).

Parametar ET_o/RC opisuje prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu PSII, a njegovo je smanjenje u stresnim uvjetima okoline potvrdilo više autora (Viljevac i sur., 2013; Fghire i sur., 2016; Mlinarić i sur., 2017), dok su neki autori stresne uvjete nedostatka vode povezali s potpunom inhibicijom elektronskog prijenosa kroz PSII (Chen i Hsu, 1995; Chakir i Jensen, 1999). U ovom istraživanju se u prosjeku svih dana mjerenja niže vrijednosti ovog parametra pojavljuju u fazama cvatnja (1. faza) i razvoj sjemena (3. faza) 2013. godine. Niže vrijednosti u stresnim uvjetima sugeriraju da je došlo do smanjenja mogućnosti redukcije iza Q_A i otežanog elektronskog prijenosa od Q_A do Q_B što znači da se samo dio apsorbirane energije iskoristi u procesu fotosinteze te dolazi do akumulacije suvišne energije (Atal i sur., 1991). Suprotno tome, u fazi formiranja mahuna (2. faza) 2013. godine, te u sve tri faze razvoja 2014. godine pojavljuju se više vrijednosti parametra ET_o/RC u tretmanu suše u odnosu na kontrolu (Tablica 26 - 31 u Prilozima). Wang i sur. (2012) su na sadnicama sibirske loze također dobili više vrijednosti ET_o/RC u uvjetima umjerenog i teškog stresa suše što objašnjavaju kao posljedicu inaktivacije reakcijskih središta PSII, kao i povećanja ABS/RC i TR_o/RC .

Povećanje prijenosa elektrona pod utjecajem stresa izazvanog sušom u mnogim je istraživanjima povezano i s povećanjem fotorespiracije (Flexas i Medrano, 2002b; Medrano i sur., 2002; Salazar-Parra i sur., 2012), jer suša vodi do zatvaranja puči te

na taj način smanjuje dostupnost CO₂ i povećava koncentraciju O₂ u kloroplastima. U takvim uvjetima se uslijed pojačane fotorespiracije povećava i prijenos elektrona koji služi kao siguran način rasipanja viška ekscitacijske energije tijekom sušnih uvjeta (Osmond i Grace, 1995). To su potvrdili i Loggini i sur. (1999) koji su otkrili da je viša ukupna stopa fotosintetskog prijenosa elektrona kultivara pšenice otpornih na sušu u uvjetima nedostatka vode bila dovoljna da spriječi nakupljanje suviška energije u PSII. Kovačević i sur. (2017), koji su na kultivarima pšenice izloženim umjerenom kratkotrajnom stresu suše izmjerili više vrijednosti parametra ET_o/RC, povezuju povećanje ovog parametra s aktivacijom mehanizama odgovornih za toleranciju na stres suše u ranim fazama razvoja.

Genotip OS-211 je u prosjeku svih dana mjerenja imao više vrijednosti ET_o/RC od Korane u tretmanu suše, u fazama cvatnja i razvoj sjemena 2013. godine, dok je 2014. godine bilo obratno te je Korana imala više vrijednosti ovog parametra od OS-211 u fazama cvatnja i formiranje mahuna. Iz ovih rezultata vidljivo je da se oba genotipa prilagođavaju stresnim uvjetima nedostatka vode kroz mehanizme obrane koji im omogućavaju neometan prijenos elektrona kroz PSII, ali i da je prijenos elektrona vrlo podložan utjecaju genotipa, tretmana i dana mjerenja te njihovih interakcija, što potvrđuju rezultati analize varijance (Tablica 11).

Rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu (DI_o/RC) je parametar koji se izražava kao omjer ukupne količine raspršene svjetlosti i broja svih aktivnih reakcijskih središta te ovisi o ravnoteži aktivnih i neaktivnih RC. Veći broj neaktivnih RC dovodi do povećanja količine fotona koji nisu uhvaćeni i njihov suvišak se registrira kao rasipanje energije po reakcijskom središtu (Strasser i sur., 2000).

Kao što je već prije navedeno, zbog visokog rasipanja neaktivnih reakcijskih središta, povećanje rasipanja energije po aktivnom RC (DI_o/RC) je posljedica povećanja ukupnog rasipanja u odnosu na broj aktivnih RC (Strasser i sur., 2000), što su potvrdili i Mlinarić i sur. (2017) koji su na mladim listovima smokve također dobili povećane vrijednosti ovog parametra u uvjetima visokog osvjetljenja. Slične rezultate dobili su i Fghire i sur. (2016) istražujući utjecaj stresa suše na kvinoju te Franić i sur. (2017) na linijama kukuruza. U ovom istraživanju je uslijed djelovanja stresa izazvanog sušom u prosjeku svih dana mjerenja došlo do povećanja vrijednosti parametra DI_o/RC u fazama formiranje mahuna (2. faza) i razvoj sjemena (3. faza) kod oba genotipa i u obje godine istraživanja, dok u fazi cvatnje (1. faza) 2013. godine nije bilo razlike između tretmana, a 2014. godine je tretman suše imao niže vrijednosti u odnosu na kontrolu (Tablica 26 - 31 u Prilozima). U uvjetima umjerenog do teškog stresa suše doprinos fotosinteze i fotorespiracije u iskorištenju svjetlosne energije se smanjuje, a termalna disipacija se povećava sve do 70 ili čak 90 % od ukupno apsorbirane svjetlosne energije (Flexas i Medrano, 2002b). Zbog toga rasipanje energije služi kao obrambeni mehanizam fotosintetskog sustava koji štiti

biljku od oksidativnih oštećenja uzrokovanih suviškom svjetlosne energije, ali povećanje u vrijednostima ovog parametra također znači i smanjenje udjela apsorbirane energije iskorištene u redukciji Q_A (Monneveux i sur., 2003; Stirbet i Govindjee, 2011).

Korana je u pod utjecajem stresa izazvanog sušom imala veću razinu rasipanja energije kao i neaktivnih RC od OS-211, što je vidljivo iz viših vrijednosti DI_o/RC (Slika 17a – 17d) te nižih vrijednosti RC/CS_o u fazi razvoja sjemena u obje godine istraživanja, kao i u fazi cvatnje 2014. godine (Slika 13a – 13d). Iz ovih rezultata vidljivo je da je suša kod Korane uzrokovala veću razinu dezorganizacije PSII što potvrđuje i vrlo slaba akumulacija proteina D_1 kod ovog genotipa u sve tri faze razvoja (Slika 27a).

Najosjetljiviji i najobuhvatniji parametar mjerenja fluorescencije klorofila a u istraživanjima utjecaja stresnih faktora na biljku je indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) koji omogućuje kvantitativne informacije o općem stanju biljke i njenoj vitalnosti. PI_{ABS} je produkt tri nezavisna parametra: omjera koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS), omjera protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_o/DI_o) i prijenosa elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_o/(TR_o-ET_o)$). Utjecaj stresa na bilo koji od parametara koji čine PI_{ABS} biti će vidljiv u njegovim vrijednostima što ga čini osjetljivijim od bilo kojeg od navedenih parametara pojedinačno (Strasser i sur., 2004; Stirbet i Govindjee, 2011).

U ovom istraživanju stres izazvan nedostatkom vode je značajno utjecao na vrijednosti PI_{ABS} , što je bilo vidljivo iz nižih vrijednosti PI_{ABS} u tretmanu suše u odnosu na kontrolu, posebno zadnjeg dana mjerenja u fazama formiranja mahune (2. faza) i razvoj sjemena (3. faza) (Slika 18a - 18d). Slično tome, Živčák i sur. (2008) su otkrili da se PI_{ABS} zimske pšenice smanjio tijekom produženog stresa suše nakon cvatnje dok su Umar i Siddiqui (2018) na svim testiranim hibridima suncokreta također otkrili značajno smanjenje PI_{ABS} u tretmanu kombiniranog solnog i stresa suše. Oukarroum i sur. (2007) su na kultivarima ječma, pod utjecajem suše u trajanju od 14 dana, dobili smanjene vrijednosti PI_{ABS} u osam od deset testiranih genotipova što objašnjavaju kao posljedicu smanjenja učinkovitosti fotosintetskog lanca prijenosa elektrona u biljkama izloženim stresu.

U fazi cvatnje (1. faza) 2014. godine, kao i u fazi formiranja mahuna 2013. godine vidljiv je karakterističan porast vrijednosti PI_{ABS} u tretmanu suše kod oba genotipa, nakon kojeg slijedi nagli pad vrijednosti četvrtog i petog dana mjerenja (Slika 18a - 18d). Povećanje vrijednosti PI_{ABS} u uvjetima blagog do umjerenog nedostatka vode su zabilježili i Markulj Kulundžić i sur. (2016) koji su u istraživanju utjecaja stresa na hibride suncokreta otkrili da su vrijednosti parametra PI_{ABS} kod nekih hibrida bile značajno više u tretmanu suše. Kovačević i sur. (2013) su također izmjerili povišene vrijednosti ovog parametra na sortama pšenice u tretmanu suše te navode da je

povećanje vrijednosti PI_{ABS} prva reakcija biljke na stres suše u ranoj fazi razvoja što upućuje na to da je uslijed djelovanja stresa došlo do aktivacije različitih metaboličkih obrambenih mehanizama biljke koja potom reagira povećanjem učinkovitosti fotosintetskog aparata (Adams i Demmig-Adams, 2004).

Linija OS-211 je u tretmanu suše obje godine istraživanja u fazama cvatnja i razvoj sjemena imala u prosjeku svih dana mjerenja više vrijednosti PI_{ABS} od Korane, dok u fazi formiranja mahune 2013. godine nije bilo razlike između genotipova, a 2014. godine je Korana imala više vrijednosti PI_{ABS} (Tablica 26 – 31 u Prilozima). Istraživanja pokazuju da kultivari tolerantni ili osjetljivi na stres suše mogu biti diferencirani na razini PSII. Najtolerantniji i najosjetljiviji varijeteti ječma i stočnog sirka identificirani su koristeći PI_{ABS} i parametre koji čine OJIP krivulju (Jedmowski i sur., 2013), a Živčák i sur. (2008) su toleranciju na stres suše genotipova pšenice procjenjenu iz vrijednosti PI_{ABS} doveli u korelaciju s tolerantnosti na sušu procjenjenoj na osnovi prinosa zrna. Iz navedenih rezultata možemo zaključiti da linija OS-211 ima bolju učinkovitost fotosintetskog procesa u fazi cvatnje i razvoja sjemena, što potvrđuju i drugi fotosintetski parametri (F_v/F_m , RC/CS_o , ABS/RC , TR_o/RC).

Jedan od tri parametra koji čine PI_{ABS} je i omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS). Smanjene vrijednosti RC/ABS u stresnim uvjetima nedostatka vode mogu značiti da je došlo do deaktivacije reakcijskih središta PSII i fotoinhibicije što su potvrdili i Franić i sur. (2017) koji su na linijama kukuruza također dobili manje vrijednosti ovog parametra u tretmanu suše. Autori su smanjenje RC/ABS povezali i s povećanjem parametra DI_o/RC , a Shao i sur. (2010) navode da smanjenje vrijednosti RC/ABS znači da je došlo do povećanja u veličini antena kompleksa reakcijskih središta. Rezultati ovog rada su u skladu s navedenim istraživanjima jer su kod oba testirana genotipa vrijednosti ovog parametra, u prosjeku svih dana mjerenja i u obje godine istraživanja, bile niže u tretmanu suše u odnosu na kontrolu u fazama formiranje mahuna (2. faza) i razvoj sjemena (3. faza), dok u fazi cvatnje (1. faza) nije bilo razlika između tretmana (Tablica 26 – 31 u Prilozima). Uz to se u istim fazama razvoja u tretmanu suše pojavljuju i više vrijednosti DI_o/RC , te niže vrijednosti omjera klorofila a i b ($Chl\ a/b$) što dodatno potvrđuje da stresni uvjeti nedostatka vode uzrokuju strukturne promjene PSII u svrhu prilagodbe biljaka soje na suvišak ekscitacijske energije.

Parametar koji opisuje omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_o/DI_o) je u ovom istraživanju, u prosjeku svih dana mjerenja, bio niži u tretmanu suše u fazi razvoja sjemena (3. faza) 2013. godine i u fazi formiranja mahuna (2. faza) 2014. godine, dok je u fazi cvatnje (1. faza) 2014. godine ovaj parametar bio viši u tretmanu suše kod oba genotipa (Tablica 26 – 31 u Prilozima). Do njegovog smanjenja vjerojatno je došlo zbog povećanog rasipanja energije (DI_o/RC), koja se u

ovom istraživanju pojavljuje u stresnim uvjetima nedostatka vode isto tako u fazama formiranja mahune i razvoj sjemena. Utjecaj povišenog rasipanja na smanjenje parametra TR_o/DI_o potvrdili su i Mlinarić i sur. (2017) na listovima smokve u stresnim uvjetima suviška svjetlosti, kao i Lepeduš i sur. (2009) na mutantu biljke *Arabidopsis thaliana*.

Prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_o/(TR_o-ET_o)$) je u ovom istraživanju bio ograničen utjecajem stresa izazvanog sušom u sve tri faze razvoja 2013. godine, kao i u fazama formiranja mahuna (2. faza) i razvoj sjemena (3. faza) 2014. godine. Vrijednosti ovog parametra su u fazi cvatnje (1. faza) 2014. godine bile više u tretmanu suše u odnosu na kontrolu (Tablice 26 – 31 u Prilozima). Uzrok smanjenja vrijednosti $ET_o/(TR_o-ET_o)$ je ograničena reoksidacija i akumulacija primarnog akceptora elektrona Q_A i nemogućnost daljnjeg prijenosa elektrona na Q_B koja dovodi do smanjenja prijenosa elektrona (Strasser i sur., 2004), što je vidljivo iz povišenih vrijednosti parametara V_j i V_I izraženih u sve tri faze razvoja.

OS-211 je, u prosjeku svih dana mjerenja, imala više vrijednosti TR_o/DI_o od Korane u tretmanu suše u svim fazama razvoja i u obje godine istraživanja, više vrijednosti RC/ABS u fazi razvoja sjemena obje godine istraživanja, te u fazi cvatnje 2014. godine, kao i više vrijednosti $ET_o/(TR_o-ET_o)$ u fazama cvatnje i razvoj sjemena obje godine istraživanja. Korana je imala više vrijednosti RC/ABS od OS-211 u fazi cvatnje 2013. godine i više vrijednosti $ET_o/(TR_o-ET_o)$ u fazi formiranja mahuna 2014. godine. Ovi rezultati ukazuju na to da OS-211 ima učinkovitije mehanizme apsorpcije svjetlosne energije, hvatanja ekscitacijske energije i prijenosa elektrona od Korane, što je u skladu i s višim vrijednostima PI_{ABS} i F_v/F_m koje je OS-211 imala u odnosu na Koranu u stresnim uvjetima nedostatka vode.

PI_{ABS} je osjetljiv na promjene u svojstvima antena sustava, gustoću reakcijskih središta, efikasnost hvatanja ekscitona i efikasnost prijenosa elektrona (Stirbet i Govindjee, 2011), a glavni razlog smanjenja PI_{ABS} u stresnim uvjetima nedostatka vode je smanjenje učinkovitosti fotosintetskog prijenosa elektrona, što je ujedno i indikator oštećenja strukture i aktivnosti PSII, kao i fotoinhibicije fotosintetskog procesa (Oukarroum i sur., 2009; Meng i sur., 2016). Ovo potvrđuju i rezultati ovog istraživanja jer je na smanjenje PI_{ABS} najviše utjecalo smanjenje prijenosa elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_o/(TR_o-ET_o)$) koje se u tretmanu suše kretalo od 6 % do 26 %, dok je smanjenje parametra RC/ABS iznosilo od 4 % do 14 %, a TR_o/DI_o od 1 % do 11 %, kroz testirane faze i godine istraživanja.

Parametri mjerenja fluorescencije klorofila *a* kojima je opisana fotosintetska učinkovitost biljaka pokazali su različit utjecaj stresa izazvanog sušom u sve tri testirane faze razvoja soje. PSII je bio najtolerantniji na nedostatak vode u fazi cvatnje (1. faza) u usporedbi s fazama formiranja mahuna (2. faza) i razvoj sjemena (3. faza) što je vidljivo iz prosječno viših vrijednosti PI_{ABS} , F_v/F_m , ET_o/RC , TR_o/DI_o i

ET_o (TR_o-ET_o), te nižih vrijednosti DI_o/RC i V_j u tretmanu suše u odnosu na kontrolu u fazi cvatnje 2014. godine. U prilog tome govori i nedostatak značajnih razlika između tretmana koje su kod oba genotipa prevladavale u fazi cvatnje 2013. godine. Navedeni parametri nisu imali prosječno više vrijednosti u tretmanu suše u obje godine istraživanja što nam govori da različiti uvjeti okoline imaju veliki utjecaj na fotosintetsku učinkovitost biljaka soje (Tablica 26 – 31 u Prilozima). Slične rezultate navode i Fghire i sur. (2016) koji su, testirajući utjecaj stresa suše na kvinoju kroz pet faza razvoja i dvije godine istraživanja, pomoću parametara fotosintetske učinkovitosti otkrili da je fotosintetski mehanizam bio najotporniji na sušu u vegetativnoj fazi razvoja u usporedbi s ostalim (reproduktivnim) fazama razvoja. Ovi rezultati sugeriraju da je povećanje učinkovitosti fotosintetskog aparata u ranim fazama razvoja obrambeni mehanizam biljke uslijed djelovanja stresa, kojim biljke u uvjetima kratkotrajnih sušnih razdoblja mogu prevladati negativne učinke nedostatka vode bez značajnih posljedica na životni ciklus i krajnji prinos zrna. U prilog tome govore i vrijednosti mase zrna koje, u ovom istraživanju, u fazi cvatnje 2013. godine kod Korane, te 2014. godine kod oba genotipa, nisu bile značajno različite između kontrole i tretmana suše, u usporedbi s fazama formiranja mahuna i razvoj sjemena gdje su utvrđene značajne razlike u prinosu između tretmana (Slika 28 i 29).

4.2. Relativni sadržaj vode u listu, lipidna peroksidacija i fotosintetski pigmenti u uvjetima suše

Relativni sadržaj vode (*Relative Water Content* – RWC) u listu predstavlja stupanj hidratacije tj. stvarni sadržaj vode u listu u odnosu na maksimalni kapacitet lista da zadrži vodu pri potpunom turgoru. Pomoću RWC-a se mjeri gubitak vode iz lista u postotcima, a ta vrijednost može poslužiti kao indikator stresa uzrokovanog sušom i visokim temperaturama (Barrs i Weatherley, 1962; Mullan i Pietragalla, 2012).

U ovom istraživanju je, u prosjeku svih dana mjerenja, RWC u listu kod oba genotipa bio značajno niži u tretmanu suše u odnosu na kontrolu, u sve tri faze razvoja i obje godine istraživanja (Tablica 32 – 34 u Prilozima). RWC je u obje godine istraživanja kod oba genotipa najснаžnije reagirao na stres suše u fazi formiranja mahuna (2. faza) što se očitovalo u naglom značajnom padu vrijednosti od drugog dana mjerenja (Slika 22a - 22d). Slične rezultate dobili su i Lobato i sur. (2009) koji su nakon dva dana tretmana sušom u listovima soje zabilježili značajno niži RWC u usporedbi s kontrolnim biljkama, a Hao i sur. (2013) su na soji otkrili smanjenje od 33 % u vrijednostima RWC-a pod utjecajem stresa suše. Sarkar i sur. (2015) su u istraživanju utjecaja stresa suše na genotipove soje također dobili najveće

smanjenje vrijednosti RWC-a u fazi formiranja mahuna u odnosu na vrijednosti u vegetativnoj fazi i na početku cvatnje. Ove rezultate možemo objasniti time da dinamika potrošnje vode tijekom vegetacije soje nije ujednačena, pa je stoga soja u fazi od početka formiranja mahuna do kraja nalijevanja sjemena najpodložnija stresu suše jer je u tim fazama razvoja utrošak vode najizraženiji (Heatherly i Ray, 2007; Vratarić i Sudarić, 2008).

Kao vrlo dobar pokazatelj vodnog statusa biljke RWC je često korišten parametar u istraživanjima tolerantnosti na stres suše pa tako Mutava i sur. (2015) navode da je smanjenje u sadržaju RWC-a bilo veće kod genotipova soje osjetljivih na sušu u usporedbi s tolerantnim genotipovima, što su Larkunthod i sur. (2018) potvrdili na genotipovima riže. Usporedbom prosječnih vrijednosti svih dana mjerenja u tretmanu suše vidljivo je da je Korana imala značajno više vrijednosti RWC-a od OS-211 u fazi formiranja mahuna 2013. i fazama cvatnja (1. faza) i razvoj sjemena (3. faza) 2014. godine (Tablica 32 – 34 u Prilozima) što znači da ova sorta u sušnim uvjetima sporije gubi vodu te je manje podložna stresu suše koji traje duži vremenski period. U tipičnim C₃ biljkama, kojima pripada i soja, kritični sadržaj vode u listu iznosi oko 70 % te ispod ove vrijednosti suša ima utjecaj na fotokemijsku aktivnost biljke, što se također odražava na parametre dobivene mjerenjem fluorescencije klorofila *a* (Kalaji i sur., 2017). Navedeno dokazuje i istraživanje autora Umar i Siddiqui (2018) koji su testirajući hibride suncokreta dobili redukciju u vrijednostima RWC-a u tretmanu suše, solnog stresa i njihove kombinacije koje su se kretale od 37 do 56 %. Uz to su otkrili i da je RWC imao visoko značajnu korelaciju s parametrom PI_{ABS} (0,886) iz čega su zaključili da je smanjenje u vrijednostima PI_{ABS} posljedica smanjenja RWC-a. To potvrđuju i rezultati ovog istraživanja jer su se vrijednosti RWC-a u tretmanu suše u prosjeku svih dana mjerenja 2013. godine kretale od 51,44 do 68,80 %, a 2014. godine od 59,96 do 77,39 % (Tablica 32 – 34 u Prilozima). Sličan trend bio je prisutan i u vrijednostima PI_{ABS} koje su 2013. godine bile vidljivo niže u usporedbi s 2014. godinom u svim fazama razvoja (Tablica 26 – 31 u Prilozima).

Pored smanjenja sadržaja vode u listu, stres izazvan nedostatkom vode uslijed poremećaja stanične homeostaze (Mittler, 2002) uzrokuje i pojačano stvaranje reaktivnih kisikovih jedinki (ROS) (Roldán i sur., 2008). ROS-ovi uzrokuju peroksidaciju lipida, tj. nezasićenih masnih kiselina stoga su stanične membrane vrlo osjetljive na oštećenja njihovim djelovanjem (Labudda, 2013). Sakupljanje ili detoksikaciju viška ROS-ova biljke postižu djelotvornim antioksidacijskim sustavom koji sadrži neenzimske, kao i enzimске antioksidanse (Noctor i Foyer, 1998). Malondialdehid (MDA) je jedan od krajnjih produkata peroksidacije nezasićenih masnih kiselina u fosfolipidima i odgovaran je za oštećenja stanice (Sharma i sur., 2012), a njegovu prisutnost detektiramo mjerenjem reaktivnih supstanci tiobarbiturne kiseline (TBARS).

Koncentracije produkata peroksidacije lipida (TBARS) u ovom istraživanju su u prosjeku svih dana mjerenja bile značajno više u tretmanu suše u odnosu na kontrolu, u svim fazama razvoja i u obje godine istraživanja (Tablica 32 – 34 u Prilozima). Guler i Pehlivan (2016) su također na dva testirana kultivara soje dobili povišene koncentracije MDA četvrtog i sedmog dana suše kao i Zhang i sur. (2007) koji su sedmog dana dana suše izmjerili povećane koncentracije MDA u listovima soje. Antunović Dunić i sur. (2015) su na klijancima ječma dobili značajno povećanje koncentracije TBARS-a u uvjetima teškog i ekstremnog stresa suše te niskog i visokog intenziteta svjetlosti, s tim da su više vrijednosti TBARS-a zabilježene u uvjetima visokog osvjetljenja.

Povećanje koncentracije TBARS-a u tretmanu suše je 2013. godine u prosjeku oba testirana genotipa iznosilo 12 % u fazi cvatnje, 29 % u fazi formiranja mahuna i 16% u fazi razvoja sjemena, a 2014. godine 23 %, 66 % i 22 % u odnosu na kontrolu. Iz ovih podataka je vidljivo da se najveće povećanje TBARS-a pojavilo u tretmanu suše u fazi formiranja mahuna što se podudara sa smanjenjem vrijednosti RWC-a koje su u prosjeku svih dana mjerenja također bile najniže u istoj fazi razvoja (Slika 22a - 22d). Slično tome, Türkan i sur. (2005) su dobili povećanje vrijednosti MDA u listovima graha, kao i smanjenje RWC-a za 10 % nakon 14 dana dehidracije polietilen glikolom (engl. *polyethylene glycol* - PEG). Jiang i Huang (2001) su isto tako povećanu akumulaciju TBARS-a povezali sa smanjenjem RWC-a, ali i sadržaja fotosintetskih pigmenta u listovima trstikaste vlasulje i livadne vlasnjače podvrgnutima produženom vodnom deficitu.

S obzirom na to da je smanjenje RWC-a jedan od prvih znakova dehidracije lisnog tkiva, a povećanje koncentracije produkata peroksidacije lipida siguran znak akumulacije ROS-ova i oksidativnog stresa (Foyer i Noctor, 2005), možemo zaključiti da je u oba testirana genotipa došlo do peroksidacije lipida tilakoidne membrane, što je utjecalo na smanjenje fotosintetske učinkovitosti koja se očitovala kroz niže vrijednosti PI_{ABS} u tretmanu suše (Tablica 26 - 31 u Prilozima).

Pod utjecajem stresa suše, kada korištenje apsorbirane svjetlosti u procesima fotosinteze, fotorespiracije i toplinske disipacije nije dovoljno da bi se biljka riješila viška energije, proizvodnja visoko reaktivnih molekula raste i dolazi do oksidativnih oštećenja fotosintetskog aparata (Smirnoff, 1998; Niyogi, 1999; Chaves i sur., 2003). Da je u testiranim genotipovima došlo do oštećenja fotosintetskog aparata, osim viših vrijednosti TBARS-a, potvrđuju i više vrijednosti parametara ABS/RC i DI_o/RC koje su se u tretmanu suše najviše povećale također u fazi formiranja mahuna, u odnosu na faze cvatnja i razvoj sjemena (Slika 14 i 17). Blokhina i sur. (2003) navode da povećana akumulacija ROS-ova prati povećanje nefotokemijskog gašenja (NPQ), i stoga kada se stres suše razvija danima u kontinuitetu pod relativno jakim osvjetljenjem dolazi do ROS-om induciranih oštećenja staničnih struktura neophodnih u procesu fotosinteze (Demmig-Adams i sur., 2006).

Održavanje integriteta i stabilnosti membrana u stresnim uvjetima nedostatka vode smatra se glavnom komponentom tolerancije na stres suše u biljkama (Bajji i sur., 2002), a stupanj stabilnosti stanične membrane jednim od najboljih fizioloških indikatora tolerantnosti koji se može koristiti za probir genotipova otpornih na sušu (Kocheva i sur., 2004). Istraživanja na tolerantnim i osjetljivim genotipovima različitih ratarskih kultura pokazuju povezanost genotipske varijacije u tolerantnosti na stres suše s razinom lipidne peroksidacije u biljnom tkivu (Labudda, 2013). Tako su Singh i sur. (2012) pokazali da je nestabilnost bioloških membrana, kao odraz lipidne peroksidacije, bila veća u genotipovima pšenice osjetljivim na sušu nego u tolerantnim genotipovima, što su potvrdili i Guler i Pehlivan (2016) koji su u tretmanu suše primjetili veću razinu lipidne peroksidacije u osjetljivijem u usporedbi s tolerantnim genotipom soje. U ovom istraživanju je OS-211, u prosjeku svih dana mjerenja, imala značajno više vrijednosti TBARS-a u odnosu na Koranu u tretmanu suše, u fazama cvatnja (1. faza) i razvoj sjemena (3. faza) 2014. godine, dok u fazi formiranja mahuna (2. faza) iste godine i u svim fazama 2013. godine nije bilo značajnih razlika između genotipova u koncentraciji TBARS-a. Ove razlike pokazuju da su tretman i mjerenje te njihove interakcije imali značajan utjecaj na ovo svojstvo u obje godine istraživanja (Tablica 18) kao i to da je sorta Korana imala učinkovitije mehanizme zaštite od peroksidacije lipida u fazama cvatnja i razvoj sjemena. Nadalje, u fazi formiranja mahuna je Korana brže reagirala na stres izazvan sušom, što je vidljivo iz toga što su se vrijednosti TBARS-a kod Korane značajno povećale već prvog (Slika 23d) i drugog (Slika 23b) dana suše za razliku od OS-211 koja je značajnu razliku između tretmana imala tek trećeg i četvrtog dana mjerenja (Slika 23a i 23c).

Reaktivne kisikove jedinice, osim što uzrokuju peroksidaciju lipida (Aurora i sur., 2002), dovode i do oštećenja fotosintetskih pigmenata (Huseynova i sur., 2009). Primarni pigmenti za sakupljanje svjetlosti su klorofil *a* (Chl *a*) i *b* (Chl *b*), a njihova ravnoteža doprinosi održavanju homeostaze unutar stanice (Huner i sur., 1998). Chl *a* je smješten u kompleksu za sakupljanje svjetlosti (LHC) i u reakcijskim središtima, dok je Chl *b* uglavnom lociran u LHC kompleksu (Pocock i sur., 2004).

Jedna od često primjećениh promjena pod utjecajem stresa izazvanog sušom je smanjenje u ukupnom sadržaju klorofila *a* i *b* u listu (Sarker i sur., 1999). U ovom istraživanju su, u prosjeku svih dana mjerenja, vrijednosti Chl *a* bile značajno niže u tretmanu suše u odnosu na kontrolu, u fazi razvoja sjemena (3. faza) kroz obje godine istraživanja, kao i u fazi formiranja mahuna (2. faza) 2014. godine, dok su se niže vrijednosti Chl *b* pojavile samo u fazi razvoja sjemena kod OS-211, u obje godine istraživanja (Tablica 32 – 34 u Prilozima). Chowdhury i sur. (2017) su isto tako otkrili da je stres suše smanjio koncentraciju klorofila *a* i *b*, te vrijednosti njihovog omjera u listovima genotipova soje u vegetativnoj fazi, cvatnji i fazi razvoja mahuna, a Ommen i sur. (1999) su na listovima pšenice također zabilježili smanjenje sadržaja

klorofila u listu kao rezultat stresa suše. Redukcija u sadržaju klorofila u uvjetima nedostatka vode može biti rezultat spore sinteze ili brze degradacije molekula klorofila (Li i sur., 2006; Liu i sur., 2011), a smanjenje sadržaja klorofila u listu uzrokovano povišenim razinama osvjetljenja djeluje kao zaštitni mehanizam kojim biljke izbjegavaju fotoinhibiciju (Lichtenthaler i Burkart, 1999). Neki autori su smanjenje sadržaja klorofila u listu povezali sa smanjenjem vodnog potencijala lista soje (Makbul i sur., 2011) i pšenice (Sarker i sur., 1999) što potvrđuju i značajne korelacije između parametara RWC i Chl *a* i *b* u radovima autora Siegien i Leszezynska (2004), Keyvan (2010) i Paknejad i sur. (2007).

U fazi formiranja mahuna 2013. godine kod Korane i fazi cvatnje (1. faza) 2014. godine kod OS-211 koncentracije Chl *a* su bile značajno više u tretmanu suše u odnosu na kontrolu. Isto se ponovilo s vrijednostima klorofila *b* u fazi formiranja mahuna 2013. godine kada su u tretmanu suše vrijednosti bile više kod oba genotipa, kao i kod OS-211 u fazi cvatnje 2014. godine (Tablica 32 – 34 u Prilozima). Rahbarian i sur. (2011) su u uvjetima stresa suše također dobili značajno viši sadržaj Chl *a* i *b* u fazi početka cvatnje i formiranja mahuna genotipova slanutka, što su objasnili kao posljedicu smanjenja u produkciji biomase koja je utjecala na relativno povećanje koncentracije minerala i biokemijskih komponenti u tkivu, a Frosi i sur. (2017) su povećane razine Chl *a* i *b* u uvjetima stresa suše povezali sa sposobnošću biljke da se brže oporavi od posljedica dehidracije nakon ponovnog zalijevanja.

Smanjenje vrijednosti Chl *a*, kao i povećanje vrijednosti Chl *b* je utjecalo na smanjenje omjera Chl *a/b* i to kod oba genotipa 2013. godine, a kod Korane i 2014. godine (Tablica 32 – 34 u Prilozima). S obzirom na to da reakcijskim središtima oba fotosustava (PSI i PSII) nedostaje Chl *b*, omjer Chl *a/b* odražava promjene u veličini antena kompleksa (Evans, 1988), te je smanjeni omjer Chl *a/b* pouzdan znak povećanja antena kompleksa PSII (LHCII) (Lepeduš i sur., 2009). Ravnoteža u sadržaju i omjeru klorofila prisutnih u membrani kloroplasta je vrlo bitan preduvjet pravilnog funkcioniranja fotosintetskog aparata (Ballottari i sur., 2007; Anderson i sur., 2008), te povećanje antena kompleksa može biti odraz nefunkcionalnosti reakcijskih središta PSII, što potvrđuju i smanjene razine fotosintetskog proteina D1 u tretmanu suše koje su bile prisutne kod OS-211, te posebno izražene kod Korane u sve tri faze razvoja 2013. godine (Slika 27A).

Različiti odgovori genotipova iste vrste na stresne uvjete okoline omogućuju bitan uvid u djelovanje mehanizama tolerancije na stres (Sairam i sur., 1997). Tako su Li i sur. (2006) otkrili da je smanjenje sadržaja klorofila u uvjetima stresa suše kod tolerantih genotipova ječma iznosilo 10,7 i 1,6 %, dok su osjetljivi genotipovi imali smanjenje od 31,3 i 30,1 %. Slične rezultate dobili su i Sairam i Siravastava (2002) koji su zabilježili da se sadržaj klorofila kultivara pšenice otpornih i osjetljivih na solni stres smanjio, ali su otporni kultivari imali veći sadržaj klorofila u listu. U ovom istraživanju je OS-211 u prosjeku svih dana mjerenja imala veću koncentraciju klorofila *a* i *b* u tretmanu suše u odnosu na Koranu u fazama formiranje mahuna i

razvoj sjemena 2013. godine i u svim fazama razvoja 2014. godine. Iz viših vrijednosti koncentracije klorofila u tretmanu suše kao i višoj razini akumulacije proteina D₁ (Tablica 32 – 34 u Prilozima) (Slika 27a) vidljivo je da je genotip OS-211 imao učinkovitije mehanizme prilagodbe na stres uzrokovan sušom.

4.3. Regulatorni fotosintetski proteini u uvjetima suše

Fotosinteza je proces pretvorbe svjetlosne u biokemijsku energiju koji se odvija uz pomoć nekoliko vrsta proteina ugrađenih u lipidni dvosloj tilakoidne membrane: jezgre PSII, citokrom *b₆f* kompleksa, jezgre PSI, proteina antena kompleksa i ATP sintaze. Ovi proteini djeluju usklađeno kako bi omogućili učinkovit protok elektrona i protona te generirali ATP i NADPH koji služe kao glavni izvor energije u procesu fiksacije ugljika (Wollman i sur., 1999). Oštećenja proteina se pojavljuju zbog dehidracije koja uzrokuje smanjenje volumena stanice i povećanje koncentracije otopljenih tvari, što rezultira većom viskoznosti citoplazme. Sve to povećava vjerojatnost interakcije proteina s proteinom te vodi do njihove agregacije i denaturacije što može imati štetan utjecaj na funkcioniranje enzima, uključujući i enzime fotosintetskog mehanizma (Hoekstra i sur., 2001). Reaktivne kisikove jedinice također uzrokuju degradaciju proteina i inaktivaciju enzima (Sairam i sur., 1997), a veliki broj istraživanja potvrđuje da je njihova produkcija stimulirana u uvjetima suše (Blokhina i sur., 2003; Foyer i Noctor, 2005; Farooq i sur., 2009).

Centralne komponente reakcijskog središta PSII čine proteini D₁ i D₂ koji povezuju većinu komponenti za prijenos ekscitacijske energije i elektrona (Whitmarsh i Govindjee, 2002). Njihova glavna uloga je da brzom koordiniranom degradacijom i ponovnom sintezom štite PSII od suviška svjetlosne energije (Schnettger i sur., 1994). Usprkos činjenici da je PSII otporan na umjereni nedostatak vode (Cornic i Fresneau, 2002, Tezara i sur., 2003; Yordanov i sur., 2003), u uvjetima produženog trajanja stresa suše dolazi do inhibicije prijenosa elektrona kroz PSII (Chen i Hsu, 1995; Chakir i Jensen, 1999). Mehanizam te inhibicije još nije do kraja objašnjen (Zlatev i Lindon, 2012), ali je nekoliko *in vivo* istraživanja potvrdilo da nedostatak vode oštećuje kompleks koji katalizira oksidaciju vode (OEC) (Lu i Zhang, 1999; Skotnica i sur., 2000) kao i reakcijske centre PSII što je povezano s degradacijom proteina D₁ (Cornic, 1994; He i sur., 1995). Giardi i sur. (1996) su otkrili da produženi utjecaj stresa suše utječe na fotosintezu na razini PSII te uzrokuje značajno smanjenje jezgre PSII, povećanje proteina CP43 i degradaciju proteina D₁, a nekoliko autora je zabilježilo da stres uzrokovan sušom može prepoloviti broj aktivnih reakcijskih središta (Masojidek i sur., 1991; Meyer i de Kouchkovsky, 1993). Rezultati ovog rada su u skladu s navedenim istraživanjima jer je u tretmanu suše

također došlo do degradacije proteina D₁ kod oba genotipa u sve tri faze razvoja, s tim da je Korana imala primjetno slabiju ekspresiju D₁ u usporedbi sa OS-211 (Slika 27A). Oštećenje proteina D₁ može biti do neke mjere indikator pojave kronične fotoinhibicije zbog inaktivacije reakcijskih središta PSII (Rintamäki i sur., 1994). Verhoeven i sur. (1997) su primjetili da je intenzitet svjetlosti, čak i pri niskoj fotosintetskoj gustoći fotona (engl. *Photosynthetic Photon Flux Density* - PPF), potencijalno u suvišku u stresnim uvjetima nedostatka vode. To su potvrdili i Saccardy i sur. (1998) koji su uvenule listove kukuruza izložili umjerenoj PPF i pri tom zabilježili povećanu inhibiciju učinkovitosti PSII, te Zlatev i Yordanov (2004) na dehidriranim listovima graha.

Degradacija proteina D₁ u jezgri PSII pod utjecajem stresa izazvanog sušom je vjerojatno praćena reorganizacijom antena kompleksa za prikupljanje svjetlosti jer je preostala jezgra PSII još uvijek funkcionalna, te vrijednosti parametara F_v/F_m kao i prijenosa elektrona ostaju visoke (Giardi i sur., 1997.). To potvrđuju i rezultati ovog istraživanja jer se vrijednosti parametra F_v/F_m u prosjeku svih dana mjerenja nisu smanjile u tretmanu suše, a vrijednosti ET_o/RC su bile jednake ili čak i više u suši u odnosu na kontrolu kod oba genotipa u fazi formiranja mahuna (2. faza) 2013., te u sve tri faze razvoja 2014. godine (Tablica 26 – 31 u Prilozima).

Citokrom *b₆f* je proteinski kompleks kojeg čine četiri velike podjedinice: citokrom *f* (Cyt *f*), citokrom *b₆* (Cyt *b₆*), Rieske željezo-sumpor protein i podjedinica IV, te četiri male hidrofobne podjedinice: PetG, PetL, PetM i PetN (Whitelegge i sur., 2002). Zauzima centralnu poziciju u fotosintetskom prijenosu elektrona i translokaciji protona jer u linearnom lancu prijenosa elektrona od molekule vode do NADP⁺ povezuje PSII s PSI te sudjeluje u cikličnom prijenosu elektrona oko PSI (Anderson, 1992).

Kohzuma i sur. (2009) su istražujući utjecaj dehidracije na divljoj lubenici zabilježili smanjenje od oko 50 % u razini podjedinice IV citokrom *b₆f* kompleksa koju kodira gen PetD i oko 40 % u sadržaju citokroma *f* nakon suše u trajanju od sedam dana, što sugerira da se količina citokroma *b₆f* značajno smanjila u stresnim uvjetima. Autori su zaključili da ovo smanjenje predstavlja aklimatizaciju na stres jer usporavanje oksidacije plastohidrokinona (PQH₂) kao rezultat smanjenja razine citokrom *b₆f* kompleksa može spriječiti prekomjernu redukciju elektron akceptora PSI.

U ovom istraživanju su razine proteina citokrom *f* u tretmanu suše bile niže od kontrole prvog dana mjerenja, ali su zadnjeg dana mjerenja bile više u tretmanu suše u odnosu na kontrolu i to kod oba genotipa i u sve tri faze razvoja (Slika 27B). Stres uzrokovan sušom povećava osjetljivost biljke na štetne učinke fotoinhibicije, a njen utjecaj postaje sve izraženiji s povećanjem stupnja dehidracije (Björkman i Powles, 1984; Lu i Zhang, 1998). Zaštita fotokemije PSII i PSI se u sušnim uvjetima odvija pomoću prilagodbe distribucije energije između fotosustava, te aktivacijom

alternativnih puteva prijenosa elektrona, stoga je indukcija cikličkog prijenosa elektrona oko PSI karakterističan odgovor biljaka na stresne uvjete nedostatka vode (Johnson, 2011; Zivcak i sur. 2013; Zivcak i sur., 2014). Više razine proteina citokrom *f*, zadnjeg dana suše kada je dehidracija listova soje bila najviša, mogu biti posljedica povećanja cikličkog prijenosa elektrona koji u uvjetima ograničene dostupnosti CO₂ služi kao finalni akceptor elektrona, te stoga i kao zaštitni mehanizam protiv oksidativnog stresa (Golding i Johnson, 2003; Zulfugarov i sur., 2010). U glavne funkcije cikličkog prijenosa elektrona spada i povećanje transmembranskog gradijenta protona kao i nefotokemijskog gašenja (Joliot i Johnson, 2011) što u konačnici služi u zaštiti PSI i PSII od fotoinhibicije (Huang i sur., 2015).

Više od 100 različitih proteina kontrolira proces fotosinteze u tilakoidnoj membrani, a kodirani su genima kloroplastne i stanične DNA (Nouri i sur., 2015). Meta-analiza različitih metaboličkih odgovora biljaka podvrgnutih stresu suše, autora Pinheiro i Chaves (2011), navodi da se jedna od točaka regulacije fotosintetskog odgovora na sušu nalazi na razini transkripcije gena. Dokazi ukazuju na to da iako većina fotosintetskih gena ima slabiju ekspresiju kao odgovor na mnoštvo stresnih utjecaja, postoje određene podskupine fotosintetskih gena povezanih sa zaštitnim funkcijama koji u stresnim uvjetima pokazuju veću ekspresiju, te se time povećava i razina njihovih produkata. Linija OS-211 je imala višu razinu proteina Cyt *f*, ali i D1 u odnosu na Koranu u kontroli i tretmanu suše u svim fazama razvoja (Slika 27A i 27B) što upućuje na manju degradaciju navedenih proteina i posljedično bolju fotosintetsku učinkovitost linije OS-211 u uvjetima stresa izazvanog nedostatkom vode.

Ribuloza-1,5-bifosfat karboksilaza oksigenaza (Rubisco) je oligomerni protein koji se sastoji od osam velikih podjedinica (engl. *Large Subunits* - LSU) u katalitičkom centru i osam malih podjedinica koje čine pomoćni skup. Katalizira karboksilaciju ribuloza 1,5 bifosfata (RuBP) kako bi nastale dvije molekule 3-fosfoglicerata što čini inicijalni korak u ciklusu redukcije ugljika (Vukadinović i sur., 2014).

Biljke na vodni deficit reagiraju brzim zatvaranjem puči kako bi izbjegle daljnji gubitak vode transpiracijom, a posljedica toga je smanjena difuzija CO₂ u listu (Chaves, 1991; Flexas i sur., 2006). Smanjenje stope fotosinteze pod utjecajem stresa suše, primjećeno u mnogim istraživanjima, je često objašnjeno sniženim unutarnjim koncentracijama CO₂ koje uzrokuju ograničenu redukciju na akceptorskoj strani fotosintetskog proteina Rubisco (Cornic i sur., 1992), njegovu direktnu inhibiciju (Haupt-Herting i Fock, 2000; Zlatev i Lidon, 2012) ili inhibiciju ATP sintaze (Tezara i sur., 1999; Nogués i Baker, 2000).

U ovom istraživanju je pod utjecajem stresa izazvanog sušom došlo do smanjenja razine velikih podjedinica proteina Rubisco (LSU) kod oba testirana genotipa u sve tri faze razvoja. OS-211 je u tretmanu suše najveće smanjenje razine LSU imala u fazama cvatnja (1. faza) i formiranje mahuna (2. faza), zadnjeg dana mjerenja, dok u

fazi razvoja sjemena (3. faza) razlika između tretmana nije bila toliko izražena (Slika 27C). Holaday i sur. (1992) su također primjetili da je ukupna aktivnost Rubisco-a u listu zastavičaru bila smanjena primjenom stresa u fazi cvatnje pšenice. Neka istraživanja pokazuju da je smanjenje sadržaja Rubisco-a i njegove aktivnosti povezano s težinom vodnog stresa i ovisno o istraživanoj vrsti (Parry i sur., 2002; Tezara i sur., 2002; Bota i sur., 2004). Tako se recimo u riži i kukuruzu, ali ne i u pšenici količina Rubisco-a smanjila pod utjecajem suše, ali se inicijalna i ukupna aktivnost Rubisco-a povećala (Perdomo i sur., 2017), dok su neki autori smanjenje aktivnosti Rubisco-a pripisali smanjenju u sadržaju Rubisco-a (Tezara i sur., 2002; Bota i sur., 2004; Galmés i sur., 2013).

Kratkoročni odgovor Rubisco-a na stres suše još nije do kraja razjašnjen jer različite studije daju konfliktne rezultate. Dok su Giménez i sur. (1992.) i Gunasekera i Berkowitz (1993), istražujući suncokret i duhan, pronašli jako mali utjecaj suše na Rubisco, Majumdar i sur. (1991) smatraju gubitak aktivnosti Rubisco-a brzim i vrlo ranim odgovorom na stres suše u soji. Međutim, više istraživanja je potvrdilo da je ubrzano smanjenje intenziteta fotosinteze pod utjecajem stresa izazvanog sušom bilo praćeno smanjenjem aktivnosti Rubisco-a (Bota i sur., 2004.), maksimalne brzine karboksilacije RuBP, brzine RuBP regeneracije, aktivnosti stromalne fruktoze bisfosfataze te kvantne učinkovitosti PSII u višim biljkama (Reddy i sur., 2004; Zhou i sur., 2007). Štoviše, pod utjecajem ekstremnog stresa suše, učinkovitost karboksilacije Rubisco-a se drastično smanjila, te je djelovao više kao oksigenaza nego karboksilaza (Farooq i sur., 2009).

Razina enzima Rubisco u listovima biljaka je kontrolirana brzinom njegove sinteze i degradacije, a u sušnim uvjetima je ovaj holoenzim relativno stabilan sa životnim ciklusom koji traje nekoliko dana (Hoekstra i sur., 2001). To objašnjava zašto je Korana u fazama cvatnja i formiranje mahuna imala višu razinu Rubisco LSU u tretmanu suše prvog dana mjerenja, ali je zadnjeg dana ta razina bila niža u odnosu na kontrolu, dok u fazi razvoja sjemena nije bilo velike razlike u razinama proteina između tretmana (Slika 27C). Pelloux i sur. (2001) su također primjetili povećanje u količini Rubisco LSU u listovima alepskog bora podvrgnutog stresu suše, a Riccardi i sur. (2004) su otkrili da povećanje relativne količine Rubisco-a može biti direktna posljedica smanjenja rasta lisne površine prije nego direktna posljedica stresa suše.

4.4. Komponente prinosa u uvjetima suše

Procjenjuje se da 75 do 95 % suhe tvari usjeva (jednostavni ugljikohidrati koji sudjeluju u sintezi kompleksnih ugljikohidrata, proteini i lipidi) nastaje iz CO₂ fiksiranog u procesu fotosinteze (Imsande, 1989; Loomis i Connor, 1992; Fageria i sur., 2006). Stres suše može uzrokovati značajnu redukciju stope asimilacije CO₂ te

na taj način inhibirati proces fotosinteze (Ribas-Carbo i sur., 2005) i narušiti metabolizam ugljikohidrata u listovima (Pelleschi i sur., 1997; Kim i sur., 2000). Sve to zajednički vodi smanjenju količine asimilata i povećanju stope abortivnosti reproduktivnih organa (Liu i sur., 2004). Više autora je potvrdilo da se stres suše tijekom vegetativnih faza razvoja do neke mjere kompenzira oborinama tijekom reproduktivnih faza razvoja, ali nedostatak vode u reproduktivnim fazama (R₁ - početak cvatnje; R₂ - puna cvatnja; R₃ - početak formiranja mahuna; R₄ - puni razvoj mahuna; R₅ - početak formiranja (nalijevanja) sjemena; R₆ - puni razvoj (nalijevanje) sjemena) (Fehr i Caviness, 1977) ima tendenciju direktnog utjecaja na smanjenje prinosa (Doss i sur., 1974; Sionit i Kramer, 1977; Hirasawa i sur., 1994; Saitoh i sur., 1999). To znači da počevši od R₁ do R₆ faze razvoja, biljka soje gubi sposobnost efektivnog podnošenja stresnih uvjeta uzrokovanih nedostatkom vode u tlu, dok se u isto vrijeme povećava stupanj potencijalnog gubitka prinosa (Dybing i sur., 1986; Foroud i sur., 1993).

Utjecaj nedostatka vode na komponente prinosa u testiranim fazama razvoja (R₁ - 1. faza, R₃ - 2. faza i R₆ - 3. faza) se u ovom istraživanju očitovao značajnim smanjenjem vrijednosti komponenti prinosa u tretmanu suše u odnosu na kontrolu kod oba testirana genotipa i u obje godine istraživanja (Slika 28 i 29) što je potvrđeno i analizom varijance (Tablica 22 i 23).

OS-211 je imala više vrijednosti svih komponenti prinosa, osim žetvenog indeksa 2013. te visine i žetvenog indeksa 2014. godine, od Korane u sve tri faze razvoja u kontroli i tretmanu suše (Slika 28 i 29) što potvrđuje rezultate prinosa zrna iz 2012. godine (Slika 9). Istraživanja tolerantnih i osjetljivih genotipova soje otkrivaju da su genotipovi identificirani kao tolerantni na stres suše uvijek imali veći prinos u odnosu na osjetljive genotipove (Sloane i sur., 1990; Sarkar i sur., 2015; Jumrani i Bhatia, 2018) što upućuje na to da je genotip OS-211 tolerantniji na stres uzrokovan sušom od Korane i da posjeduje sposobnost rasta i aktivnost puči, te zaštite i održavanja fotosintetskog procesa čak i u stresnim uvjetima nedostatka vode (Mullan i Pietragalla, 2012). Takve adaptacije odgađaju oštećenja u metabolizmu i senescenciju lista te poboljšavaju prijenos asimilata do zrna što ima direktan utjecaj na prinos zrna (Leport i sur., 1999).

Period od deset dana prije i nakon početka cvatnje (R₁) smatra se kritičnim periodom u kojem su biljke soje osjetljive na nedostatak vode. Stres nedostatka vode je u ovom istraživanju, u fazi početka cvatnje 2013. godine imao najveći utjecaj na prinos preko smanjenja vrijednosti visine biljke, broja etaža, broja mahuna i mase zrna genotipa OS-211, dok je Korana imala značajno niže vrijednosti broja etaža i broja mahuna (Slika 28). U fazi cvatnje 2014. godine OS-211 nije imala značajnih razlika između tretmana, dok je Korana u tretmanu suše imala niže vrijednosti samo u visini biljke (Slika 29). Pojavom suše u ovoj fazi razvoja gubitak prinosa

prvenstveno je rezultat reduciranog broja mahuna i zrna, dok na veličinu zrna suša u ovoj fazi nema značajan utjecaj (Ball i sur., 2000), što znači da soja suočena sa stresom smanjuje broj zrna kako bi u isto vrijeme održala normalnu veličinu zrna koje zadržava klijavost. U slučaju kada je stres suše prisutan od početka cvatnje i kroz cijeli period cvatnje smanjuje se broj mahuna i zrna, ali i veličina zrna. Frederick i sur., (2001) su utvrdili da je reducirani broj mahuna i zrna prvenstveno rezultat smanjenog broja nodija i smanjenog razvoja grana soje što potvrđuju i rezultati ovog istraživanja s obzirom na to da su se vrijednosti visine biljke i broja etaža značajno smanjile u tretmanu suše kod oba testirana genotipa (Slika 28). Vrijednosti broja zrna se u fazi početka cvatnje nisu značajno smanjile u tretmanu suše u obje godine istraživanja (Slika 28 i 29) što pokazuje da je broj zrna po mahuni najosjetljiviji na sušu u periodu kasne cvatnje do početka nalijevanja sjemena (Oya i sur., 2004).

Razlike između godina testiranja mogu biti posljedica povišenih temperatura koje su djelovale u kombinaciji sa stresom izazvanim nedostatkom vode. Prosječna mjesečna temperatura zraka je 2013. godine bila za 17 % viša, a relativna vlaga zraka za 23 % niža u odnosu na 2014. godinu (Tablica 3) što potvrđuje da je stres suše najčešće praćen i djeluje u kombinaciji s visokim temperaturama zraka (Liu i sur., 2003). Sve to zajedno dovodi do manjeg ili većeg smanjenja prinosa koji se može kretati od 24 % do 54 % (Kobraee i Shamsi, 2012).

Istraživanja utjecaja stresa uzrokovanog nedostatkom vode na prinos i komponente prinosa soje u različitim fazama razvoja soje navode da kada se stres suše sličnog intenziteta pojavi u različitim fazama razvoja, gubitak prinosa je dvostruko viši u periodu od R₁ do R₆ u usporedbi s periodom od R₆ do R₈ s tim da su u periodu od R₁ do R₆ na stres suše najosjetljivije faze od R₃ do R₅ (Heatherly i Spurlock, 1993; Desclaux i sur., 2000; Morrison i sur., 2006). Ovim istraživanjem je isto tako potvrđen veći utjecaj stresa suše u fazama formiranja mahuna (R₃) i razvoj sjemena (R₆) u usporedbi s fazom cvatnje (R₁), koji se prvenstveno očitovao smanjenjem vrijednosti mase zrna u tretmanu suše. Smanjenje je u prosjeku za oba genotipa 2013. godine iznosilo 7 % u fazi cvatnje, 15 % u fazi formiranja mahune i 11 % u fazi razvoja sjemena, te 5 %, 13 % i 7 % 2014. godine. Doss i sur. (1974) su također utvrdili da stres primjenjen tijekom faze formiranja mahuna ili razvoja sjemena rezultira većom redukcijom prinosa nego stres primjenjen tijekom početka ili pune cvatnje. Dogan i sur. (2007) su isto tako proučavali utjecaj vodnog stresa na pet reproduktivnih faza soje u semi-aridnim uvjetima Turske. Njihovi rezultati pokazali su da stres suše tijekom R₃, R₅ i R₆ faze razvoja rezultira znatnim smanjenjem prinosa u usporedbi s navodnjavanim tretmanom. Ovo su potvrdila i istraživanja autora Sionit i Kramer (1977), Korte i sur. (1983), Demirtas i sur., (2010) i Maleki i sur. (2013) koji su dobili najniži prinos zrna kada su biljke soje izložili stresu suše tijekom faza R₃ - R₄ i R₅ - R₆. Smanjenje prinosa (mase) zrna je uglavnom

posljedica povećane abortivnosti mahuna što utječe na smanjenje broja mahuna i zrna, dok zrno ostaje sitno i šturo (Liu i sur., 2003; Srebrić i Perić, 2014). To su potvrdili i Sionit i Kramer (1977) koji su otkrili da je stres suše u fazi početka formiranja mahuna (R₃) utjecao na smanjenje ukupnog broja mahuna, broja zrna po mahuni i veličinu zrna. Navedeno je u skladu s rezultatima ovog istraživanja jer su u fazi formiranja mahuna oba genotipa imala niže vrijednosti broja mahuna i broja zrna u tretmanu suše, u obje godine istraživanja, s tim da je OS-211 imala niže vrijednosti i broja etaža 2013. godine, a Korana 2014. godine (Slika 28 i 29).

Stres u fazi razvoja i nalijevanja sjemena (R₆) može također smanjiti broj zrna, ali glavni utjecaj stresa u ovoj fazi ili kasnije odnosi se na smanjenje veličine zrna (De Souza i sur., 1997; Brevedan i Egli, 2003) jer suša u ovoj fazi razvoja povećava razinu degradacije proteina i klorofila što ubrzava proces senescencije i skraćuje period nalijevanja sjemena te uzrokuje smanjenu veličinu zrna i prinos (Frederick i sur., 1991; Smiciklas i sur., 1992; De Souza i sur., 1997). U ovom istraživanju je suša u fazi razvoja sjemena 2013. godine imala najveći utjecaj na vrijednosti broja mahuna i mase zrna kod oba genotipa (Slika 28). U istoj fazi 2014. godine je OS-211 imala značajno niže vrijednosti broja mahuna, broja zrna i mase zrna u tretmanu suše dok Korana nije imala značajnih razlika između tretmana (Slika 29).

Biljke soje nastavljaju vegetativni rast i nakon početka reproduktivnog razvoja te su na pojavu suše tijekom vegetativnog rasta, odnosno do R₅ faze razvoja, najosjetljivije visina biljke i dužina internodija koji direktno utječu na svojstvo broja plodnih etaža (Desclaux i sur., 2000; Vratarić i Sudarić, 2008). Prema istraživanjima De Souza i sur. (1997) stres koji se pojavljuje kasnije, u fazi razvoja i nalijevanja sjemena, neće utjecati na visinu biljke i ukupnu suhu tvar jer su ove komponente u toj fazi razvoja već formirane. Rezultati u ovom radu to potvrđuju jer je stres uzrokovan nedostatkom vode imao utjecaj na visinu biljke i broj etaža samo u R₁ i R₃ fazi razvoja, ali ne i u R₆ što je bilo prisutno u obje godine istraživanja (Slika 28 i 29).

5. ZAKLJUČAK

Na temelju rezultata istraživanja utjecaja stresa izazvanog sušom na regulatorne mehanizme fotosintetske učinkovitosti, te komponente prinosa zrna genotipova soje tijekom različitih faza razvoja može se zaključiti sljedeće:

1. Od 13 testiranih genotipova soje linija OS-211 i sorta Korana su se izdvojile kao najudaljenije prema analizama parametara fotosintetske učinkovitosti i prinosa zrna.
2. OS-211 i Korana su, s obzirom na razinu njihove genetske varijabilnosti, pokazale različitu razinu tolerancije na stres uzrokovan sušom što se prvenstveno očitovalo u statistički značajnim razlikama u prosječnim vrijednostima parametara fotosintetske učinkovitosti, biokemijskih parametara i komponenti prinosa zrna.
3. Značajno variranje u vrijednostima svih testiranih parametara bilo je ovisno o godini istraživanja i fazama razvoja soje, kao i genotipu, tretmanu, danu mjerenja te njihovim interakcijama.
4. Maksimalni kvantni prinos fotosustava II (F_v/F_m) nije bio osjetljiv na stres izazvan sušom u svim testiranim fazama razvoja i obje godine istraživanja jer vrijednosti ovog parametra u tretmanu suše nisu pale ispod 0,75 (relativna jedinica), dok su parametri indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) i gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS_o) u fazama početak formiranja mahuna (2. faza) i puni razvoj (nalijevanje) sjemena (3. faza) te obje godine istraživanja pokazali značajnu ovisnost o relativnom sadržaju vode u listu (RWC). Iz toga se može zaključiti kako tolerancija fotosintetskog aparata na stres izazvan sušom uključuje procese neovisne o primarnoj fotokemiji PSII.
5. Fotosintetska učinkovitost oba testirana genotipa je 2014. godine bila najtolerantnija na nedostatak vode u fazi početka cvatnje (1. faza) (prosječno više vrijednosti parametara PI_{ABS} , F_v/F_m , ET_o/RC , TR_o/DI_o i $ET_o(TR_o-ET_o)$ te niže vrijednosti parametara DI_o/RC i V_j u tretmanu suše u odnosu na kontrolu) u usporedbi s fazama početak formiranja mahuna (2. faza) i puni razvoj (nalijevanje) sjemena (3. faza), što je jedan od razloga zbog kojeg stres izazvan u 1. fazi, također kod oba genotipa i u istoj godini istraživanja, nije uzrokovao značajne razlike u odnosu na kontrolu u broju etaža, mahuna i zrna, kao i masi zrna te žetvenom indeksu. S obzirom na to da se rezultati navedenih parametara i komponenti prinosa nisu ponovili u obje godine istraživanja

može se zaključiti da različiti uvjeti okoline imaju velik utjecaj na fotosintetsku učinkovitost lista i komponente prinosa zrna soje kod istraživanih genotipova.

6. Najveće razlike između kontrole i tretmana suše u vrijednostima relativnog sadržaja vode u listu (RWC) i omjera klorofila *a* i *b* (Chl *a/b*) te indeksa fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) bile su prisutne u fazi početka formiranja mahuna (2. faza) kod oba genotipa i u obje godine istraživanja. Smanjenje vrijednosti navedenih parametara u stresnim uvjetima dovelo je do oksidacijskog stresa (povišene vrijednosti produkata peroksidacije lipida (TBARS)), što se odrazilo i na prinos zrna soje. To potvrđuju najniže vrijednosti broja mahuna i broja zrna, te mase zrna prisutne u tretmanu suše kod oba genotipa i u obje godine istraživanja u fazi početka formiranja mahuna (2. faza) u usporedbi s fazama početak cvatnje (1. faza) i puni razvoj (nalijevanje) sjemena (3. faza). Iz toga se može zaključiti kako je faza početka formiranja mahuna najbolja za testiranje genotipova soje na svojstvo tolerantnosti na stres uzrokovan nedostatkom vode.
7. Inaktivacija određenog broja reakcijskih središta (RC/CS_o) u fazama početak formiranja mahuna (2. faza) i puni razvoj (nalijevanje) sjemena (3. faza) pod utjecajem stresa izazvanog sušom odvijala se uz istovremeno funkcionalno povećanje antena kompleksa za prikupljanje svjetlosti (ABS/RC), porast sposobnosti hvatanja ekscitona (TR_o/RC) i rasipanje suviška ekscitacijske energije (DI_o/RC) po aktivnom reakcijskom središtu fotosustava II, te smanjenje prijenosa elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_o(TR_o-ET_o)$) kod oba genotipa i u obje godine istraživanja. Povećanje rasipanja suviška ekscitacijske energije u stresnim uvjetima nedostatka vode predstavlja mehanizam obrane kojim biljka sprječava oksidativna oštećenja stanice uzrokovana suviškom ekscitacijske energije.
8. Efikasniji regulatorni mehanizmi fotosintetske učinkovitosti genotipa OS-211 omogućili su njegovu bolju prilagodbu na stres uzrokovan sušom u 1. i 3. fazi razvoja, u odnosu na genotip Korana. Ovo je potvrđeno prosječno višim vrijednostima parametara PI_{ABS} , F_v/F_m , TR_o/DI_o i $ET_o(TR_o-ET_o)$ i nižim vrijednostima parametra DI_o/RC i V_J , kao i većim koncentracijama fotosintetskih pigmenata (Chl *a* i Chl *b*) te boljom relativnom akumulacijom regulatornih fotosintetskih proteina citokrom *f* i D_1 . Učinkoviti mehanizmi prilagodbe na stres uzrokovan sušom prisutni u genotipu OS-211 su pridonijeli i višim vrijednostima svih komponenti prinosa, osim žetvenog indeksa, koje je ovaj genotip u usporedbi s Koranom imao u obje godine istraživanja i svim fazama razvoja.

Rezultati dobiveni ovim istraživanjem daju uvid u djelovanje stresa izazvanog sušom na fiziološke i biokemijske procese te agronomska svojstva analiziranih genotipova soje u različitim fazama razvoja. Također, može se zaključiti da se upotrijebljene analitičke metode, prvenstveno metoda mjerenja fluorescencije klorofila *a*, kao jedna od najbržih neinvazivnih metoda testiranja vitalnosti biljke, mogu primijeniti u oplemenjivačkom procesu, gdje je cilj testirati dostupnu germplazmu na najbrži i najekonomičniji način te izdvojiti genotipove od interesa za daljnje oplemenjivanje, kako bi se nove kombinacije poželjnih svojstava što prije našle u obliku priznatog kultivara spremnog za proizvodnju.

6. LITERATURA

- Abdi, H., Williams, L.J. (2010) Honestly Significant Difference (HSD) Test. U: Encyclopedia of Research Design. Salkind, N.J. (ur.). Thousand Oaks, CA: Sage, 1-5.
- Adams, W.W.III., Demmig-Adams, B. (2004) Chlorophyll fluorescence as a tool to monitor plant response to the environment. U: Chlorophyll fluorescence: A signature of photosynthesis. Advances in photosynthesis and respiration Series. Papageorgiou, G.C., Govindjee, G. (ur.), Springer, Dordrecht, 583-604.
- Ahuja, I., de Vos R.C., Bones, A.M., Hall, R.D. (2010) Plant molecular stress responses face climate change. Trends Plant. Sci., 12: 664-674.
- Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., Walter, P. (2002) Molecular Biology of Cell. Gerland Publishing, Inc., New York, 793-807.
- Albertsson, P. (2001) A quantitative model of the domain structure of the photosynthetic membrane. Trends Plant. Sci., 6: 349-358.
- Allen, J.F. (2003) Cyclic, pseudocyclic and noncyclic photophosphorylation: new links in the chain. Trends Plant. Sci., 8: 15-19.
- Amede, T., Schubert, S. (2003) Mechanisms of drought resistance in grain legumes I: Osmotic adjustment. SINET: Ethiop. J. Sci., 26: 37-46.
- Amunts, A., Nelson, N. (2009) Plant photosystem I design in the light of evolution. Structure, 17: 637-650.
- Anderson, J.M. (1992) Cytochrome b6/f complex: Dynamic molecular organization, function and acclimation. Photosynth. Res., 34: 341-357.
- Anderson, J.M., Chow, W.S., De Las Rivas, J. (2008) Dynamic flexibility in the structure and function of photosystem II in higher plant thylakoid membranes: the grana enigma. Photosynth. Res., 98: 575-587.
- Antunović Dunić, J., Lepeduš, H., Šimić, D., Lalić, A., Mlinarić, S., Kovačević, J., Cesar, V. (2015) Physiological response to different irradiation regimes during barley seedlings growth followed by drought stress under non-photoinhibitory light. J. Agric. Sci., 7: (1916-9752), 6: 69-83.
- Anjum, S.A., Wang, L., Farooq, M., Khan, I., Xue, L. (2011a) Methyl jasmonate-induced alteration in lipid peroxidation, antioxidative defence system and yield in soybean under drought. J. Agron. Crop Sci., 197: 296-301.

- Anjum, S.A., Xie, X., Wang, L., Saleem, M.F., Man, C., Lei, W. (2011b) Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *Afr. J. Agr. Res.*, 6: 2026-2032.
- Ashraf, M. (2009) Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. *Biotechnol. Adv.* 27: 84-93.
- Ashraf, M., Harris, P.J.C. (2013) Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, 2: 163-190.
- Ashraf, M., Karim, F. (1991) Screening of some cultivars/lines of black gram (*Vigna mungo* L., Hepper) for resistance to water stress. *Trop. Agr.*, 68: 57-62.
- Ashraf, M., Mehmood, S. (1990) Response of four Brassica species to drought stress. *Environ. Exp. Bot.*, 30: 93-100.
- Ashraf, M.Y., Azmi, A.R., Khan, A.H., Ala, S.A. (1994) Effect of water stress on total phenol, peroxidase activity and chlorophyll contents in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Physiol. Plant.*, 16: 185-191.
- Atal, N., Saradhi, P.P., Mohanty, P. (1991) Inhibition of the chloroplast photochemical reactions by treatment of wheat seedlings with low concentrations of cadmium: Analysis of electron transport activities and changes in fluorescence yield. *Plant Cell Physiol.*, 32: 943-951.
- Aurora, A., Sairam, R.K., Srivastava, G.C. (2002) Oxidative stress and antioxidative system in plants. *Curr. Sci. India*, 82: 1227-1238.
- Azooz, M.M., Ismail A.M., Abou-Elhamd M.F. (2009) Growth, lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities as a selection criterion for the salt tolerance of three maize cultivars grown under salinity stress. *Int. J. Agric. Biol.*, 11: 21-26.
- Bajji, M., Kinet J.M., Lutts, S. (2002) The use of electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regul.* 36: 61-70.
- Baker, N.R. (2008) Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59: 89-113.
- Baker, N.R., Rosenqvist E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. *J. Exp. Bot.*, 55: 1607-1621.
- Ball, R.A., Purcell, L.C., Vories, E.D. (2000) Short-season soybean yield compensation in response to population and water regime. *Crop Sci.*, 40: 1070-1078.

- Ballottari, M., Dall'Osto, L., Morosinoto, T., Bassi, R. (2007) Contrasting behavior of higher plant photosystem I and II antenna systems during acclimation. *J. Biol. Chem.*, 282: 8947-8958.
- Ballottari, M., Girardon, J., Dall'osto, L., Bassi, R. (2012) Evolution and functional properties of photosystem II light harvesting complexes in eukaryotes. *Biochim. Biophys. Acta*, 1817: 143-157.
- Balouchi, H.R. (2010) Screening wheat parents of mapping population for heat and drought tolerance, detection of wheat genetic variation. *Int. J. Biol. Life Sci.*, 6: 56-66.
- Baniulis, D., Yamashita, E., Whitelegge, J.P., Zatsman, A.I., Hendrich, M.P., Hasan, S.S., Ryan, C.M., Cramer, W.A. (2009) Structure-function, stability, and chemical modification of the cyanobacterial cytochrome *b₆f* complex from *Nostoc* sp. PCC 7120. *J. Biol. Chem.*, 284: 9861-9869.
- Barber, J. (2006) Photosystem II: an enzyme of global significance. *Biochem. Soc. Trans.*, 34: 619-631.
- Barber, J., Archer, M.D. (2000) P680, the primary electron donor of photosystem II. *J. Photochem. Photobiol. A: Chemistry*, 142: 97-106.
- Barber, J., Malkin, S., Telfer, A., Schreiber, U. (1989) The origin of chlorophyll fluorescence in vivo and its quenching by the photosystem II reaction centre. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B: Biological Sciences*, 323: 227-239.
- Barber, J., Nield, J., Morris, E.P., Zheleva, D., Hankamer, B. (1997) The structure, function and dynamics of photosystem two. *Physiol. Plant.*, 100: 817-827.
- Barrs, H.D., Weatherley P.E. (1962) A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.*, 15: 413-428.
- Beebe, S.E., Rao I.M., Blair M.W., Acosta-Gallegos J.A. (2010) Phenotyping common beans for adaptation to drought. U: Monneveux, P., Ribaut, J.M. (ur.). *Drought phenotyping: Theory and practice. Generation Challenge Programme, Texcoco, Mexico*, 311-334.
- Bendall, D.S., Manasse, R.S. (1995) Cyclic photophosphorylation and electron transport. *Biochim. Biophys. Acta*, 1229: 23-38.
- Bernát, G., Schreiber, U., Sendtko, E., Stadnichuk, I.N., Rexroth, S., Rogner, M., Koenig, F. (2012) Unique properties vs. common themes: the atypical cyanobacterium *Gloeobacter violaceus* PCC 7421 is capable of state transitions and blue-light-induced fluorescence quenching. *Plant Cell. Physiol.*, 53: 528-542.

- Bhardway, H.L., Bhagsari, A.S. (1991) Harvest index as related to yield, plant architecture and economic values. *Soybean Genetics Newsletter* 18: 314-317.
- Bhatia, V.S., Jumrani, K. (2016) A maximin-minimax approach for classifying soybean genotypes for drought tolerance based on yield potential and loss. *Plant Breed*, 136: 691-700.
- Bilger, W., Schreiber, U., Bock, M. (1995) Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia*, 102: 425-432.
- Biswal, B., Raval, M.K., Biswal, U.C., Joshi, P.N. (2008) Response of photosynthetic organelles to environmental stress: modulation by sulfur metabolism. U: Khan, N.A., Singh, S., Umar, S., (ur.). *Sulfur assimilation and abiotic stress in plants*. Springer, Berlin/Heidelberg, 167-192.
- Björkman, O., Demmig-Adams, B. (1995) Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. U: Schulze, E.D., Caldwell, M.M., (ur.). *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer, Berlin, 17-47.
- Björkman, O., Powles, S.B. (1984) Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta*. 161: 490-504.
- Blakenship, R.E. (2002) *Molecular mechanisms of photosynthesis*. Blackwell Science, Oxford, 1-321.
- Blokhina, O., Virolainen, E., Fagerstedt, K.V. (2003) Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Ann. Bot.* 91: 179-194.
- Blokhina, O., Virolainen, E., Fagerstedt, K.V. (2003) Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review. *Ann. Bot.*, 91: 179-194.
- Blum, A. (2005) Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Aust. J. Agric. Res.* 56: 1159-1168.
- Board, J.E., Kahlon C.S. (2011) Soybean yield formation: What controls it and how it can be improved. U: El-Shemy, H.A. (ur.). *Soybean Physiology and Biochemistry*. InTech, 1-36.
- Bolhar-Nordenkamp, H.R., Long, S.P., Baker, N.R., Öquist, G., Schreiber, U., Lechner, E.G. (1989) Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: A review of current instrumentation. *Funct. Ecol.*, 3: 497-514.

Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E. (2004) Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crop Res.*, 86: 131-146.

Bota, J., Flexas, J., Medrano, H. (2004) Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? *New Phytol.*, 162: 671-681.

Boyer, J.S. (1982) Plant productivity and Environment. *Science*, 218: 443-448.

Bradford, M.M. (1976) Rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72: 248-254.

Brestic, M., Zivcak, M. (2013) PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in crop plants: Protocols and applications. U: Rout, G., Das, A., (ur.). *Molecular Stress Physiology of Plants*. Springer, India, 87-131.

Brestic, M., Zivcak, M., Kalaji, H.M., Allakhverdiev, S.I., Carpentier, R. (2012) Photosystem II thermo-stability in situ: environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in *Triticum aestivum* (L). *Plant Physiol. Biochem.*, 57: 93-105.

Brestic, M., Cornic, G., Fryer, M.J., Baker, N.R. (1995) Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photoinhibition during drought stress? *Planta*, 196: 450-457.

Brevedan, R.E., Egli, D.B. (2003) Short periods of water stress during seed filling, leaf senescence, and yield of soybean, *Crop Sci.*, 43: 2083-2088.

Bukhov, N.G., Carpentier, R. (2004) Effects of water stress on the photosynthetic efficiency of plants. U: Papageorgiou, G.C., Govindjee, G. (ur.). *Chlorophyll fluorescence: A signature of photosynthesis*. Advances in photosynthesis and respiration Series, Springer, Dordrecht, 321-362.

Buzzell, R.I., Buttery, B.R. (1977) Soybean harvest index in hill-plots. *Crop Sci.*, 17: 968-970.

Caffarri, S., Kouřil, R., Kereiche, S., Boekema, E.J., Croce, R. (2009) Functional architecture of higher plant photosystem II supercomplexes. *EMBO J.*, 28: 3052–3063.

Carrillo, N., Ceccarelli, E.A. (2003) Open questions in ferredoxin-NADP⁺ reductase catalytic mechanism. *Eur. J. Biochem.*, 270: 1900-1915.

- Caspy, I., Nelson N. (2018) Structure of the plant photosystem I. *Biochem. Soc. Trans.*, 46: 285-294.
- Ceccarelli, E.A., Arakaki, A.K., Cortez, N., Carrillo, N. (2004) Functional plasticity and catalytic efficiency in plant and bacterial ferredoxin-NADP(H) reductases. *Biochim. Biophys. Acta. - Proteins and Proteomics*, 1698: 155-165.
- Chakir, S., Jensen, M. (1999) How does *Lobaria pulmoria* regulate Photosystem II during progressive desiccation and osmotic water stress? A chlorophyll fluorescence study at room temperature and at 77 K. *Physiol. Plant.* 105: 257-265.
- Chaves, M.M. (1991) Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.* 42: 1-16.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S. (2003) Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.*, 30, 239-264.
- Chaves, M.M., Flexas, J., Pinheiro, C. (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann. Bot.*, 103: 551-560.
- Chen, Y.H., Hsu, B.D. (1995) Effect of dehydration on the electron transport of *Chlorella*. An in vivo fluorescence study. *Photosynth. Res.* 46: 295-299.
- Chitnis, P.R., (2001) Photosystem I: Function and Physiology. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 52: 593-626.
- Chowdhury, J.A., Karim, M.A., Khaliq, Q.A., Ahmed, A.U. (2017) Effect of drought stress on bio-chemical change and cell membrane stability of soybean genotypes. *Bangladesh J. Agric. Res.*, 42: 475-485.
- Ciscar, J.C. (2012) The impacts of climate change in Europe (the PESETA research project). *Clim. Change*, 112: 1-6.
- Claeys, H., Inze, D. (2013) The agony of choice: How plants balance growth and survival under water-limiting conditions. *Plant Physiol.*, 162: 1768-1779.
- Clarke, J.E., Johnson, G.N. (2001) In vivo temperature dependence of cyclic and pseudocyclic electron transport in barley. *Planta*, 212: 808-816.
- Cornic, G. (1994) Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. U: Baker, N.R., Boyer, J.R. (ur.). *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. Bios Scientific Publishers, Oxford, 297-313.
- Cornic, G., Fresneau, C. (2002) Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. *Ann. Bot.* 89: 887 -894.

- Cornic, G., Ghashghaie, J., Genty, B., Briantais, J.M. (1992) Leaf photosynthesis is resistant to a mild drought stress. *Photosynthetica*, 27: 295-309.
- Cotrozzi, L., Remorini, D., Pellegrini, E., Landi, M., Massai, R., Nali, C., Guidi, L., Lorenzini, G. (2016) Variations in physiological and biochemical traits of oak seedlings grown under drought and ozone stress. *Physiol. Plant.*, 157: 69-84.
- Critchley, C. (2000) Photoinhibition. U: *Photosynthesis: A Comprehensive Treatise*, Raghavendra, A.S. (ur.), Cambridge University Press, Cambridge, 264-272.
- Croce, R., Weiss, S., Bassi, R. (1999) Carotenoid-binding sites of the major light-harvesting complex II of higher plants. *J. Biol. Chem.*, 274: 29613-29623.
- Cunhua, S., Wei, D., Xiangling, C., Xinna, X., Yahong, Z., Dong, S., Jianjie, S. (2010) The effects of drought stress on the activity of acid phosphatase and its protective enzymes in pigweed leaves. *Afr. J. Biotechnol.*, 9: 825-833.
- Cvikrová, M., Gemperlová, L., Martincová, O., Vaňková, R. (2013) Effect of drought and combined drought and heat stress on polyamine metabolism in proline-over-producing tobacco plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 73: 7-15.
- da Graca, J.P., Rodrigues, F.A., Farias, J.R.B., de Oliviera, M.C.N., Hoffmann-Campo, C.B., Zingaretti, S.M. (2010) Physiological parameters in sugarcane cultivars submitted to water deficit. *Braz. J. Plant Physiol.*, 22: 189-197.
- Dau, H., Zaharieva, I., Haumann, M. (2012) Recent developments in research on water oxidation by photosystem II. *Curr. Opin. Chem. Biol.*, 16: 3-10.
- Daum, B., Nicastro, D., Austin II, J., McIntosh, J.R., Kuhlbrandt, W. (2010) Arrangement of photosystem II and ATP synthase in chloroplast membranes of spinach and pea. *Plant Cell*, 22: 1299-1312.
- Davies, W.J., Zhang, J. (1991) Root signals and the regulation of growth and development of plant in drying soil. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 42: 55-76.
- De Souza, P.I., Egli, D.B., Bruening, W.P. (1997) Water stress during seed filling and leaf senescence in soybean. *Agron. J.*, 89: 807-812.
- Dekker, J.P., Boekema, E.J. (2005) Supramolecular organization of thylakoid membrane proteins in green plants. *Biochim. Biophys. Acta*, 1706: 12-39.
- Demirtas, Ç.D., Yazgan, S., Candogan, B.C., Sincik, M., Büyükcangaz, H., Göksoy, A.T. (2010) Quality and yield response of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) to drought stress in sub-humid environment. *Afr. J. Biotechnol.*, 9: 6873-6881.

- Demmig-Adams, B., Adams, W.W.III, Mattoo, A. (ur.). (2006) Photoprotection, photoinhibition, gene regulation and environment. *Advances in photosynthesis and respiration* 21, Springer, Dordrecht, 1-365.
- Dennis, B.E., Bruening, W.P. (2000) Potential of early maturing soybean cultivars in late plantings. *Agron. J.*, 92: 532-537.
- Desclaux, D., Huynh, T.T., Roumet, P. (2000) Identification of soybean plant characteristics that indicate the timing of drought stress. *Crop Sci.*, 40: 716-722.
- Dogan, E., Kirnak, H., Copur, O. (2007) Deficit irrigations during soybean reproductive stages and CROPGRO-soybean simulations under semi-arid climatic conditions. *Field Crops Res.*, 103: 154-159.
- Donald, C.M., Hamblin, J. (1976) The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron.*, 28: 361-411.
- Doss, B.D., Pearson, R.W., Rogers, H.T. (1974) Effect of soil water stress at various growth stages on soybean yield. *Agron. J.*, 66: 297-299.
- Drop, B., Webber-Birungi, M., Yadav, S.K.N., Filipowicz-Szymanska, A., Fusetti, F., Boekema, E.J., Croce, R. (2014) Light-harvesting complex II (LHCII) and its supramolecular organization in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biochim. Biophys. Acta - Bioenerg.*, 1837: 63-72.
- Dybing, C.D., Ghiasi, H., Paech, C. (1986) Biochemical characterization of soybean ovary growth from anthesis to abscission of aborting ovaries. *Plant Physiol.* 81: 1069-1074.
- Eck, H. V., Mathers, A. C., Musick, J. T. (1987) Plant water stress at various growth stages and growth and yield of soybeans. *Field Crop Res.*, 17: 1-16.
- Egli, D.B., Meckel, L., Phillips, R.E., Radcliffe, D., Leggett, J.E. (1983) Moisture stress and N redistribution in soybean. *Agron. J.* 75: 1027-1031.
- Estill, K., Delaney, R.H., Smith, W.K., Ditterline, R.L. (1991) Water relations and productivity of alfalfa leaf chlorophyll variants. *Crop Sci.*, 31: 1229-1233.
- Evans, J.R. (1988) Acclimation by the thylakoid membranes to growth irradiance and the partitioning of nitrogen between soluble and thylakoid proteins. *Aust. J. Plant Physiol.*, 15: 93-106.
- Fageria, N.K., Baligar, V.C., Clark, R.B. (2006) Photosynthesis and crop yield. U: *Physiology of Crop Production*. CRC Press, 95-116.

Falqueto, A.R., Silva, F.S.P., Cassol, D., Magalhães Júnior, A. M., Oliveira, A.C., Bacarin, M.A. (2010) Chlorophyll fluorescence in rice: probing of senescence driven changes of PSII activity on rice varieties differing in grain yield capacity. *Braz. J. Plant Physiol.*, 22: 35-41.

FAO (2006) Guidelines for soil description. Fourth edition. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, 1-97.

FAO (2012) Crop yield response to water, Soybean, Suhas P. W., Lee K. H., Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome.

FAO (2017) FAOSTAT database collections. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome. URL: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>

Faraloni, C., Cutino, I., Petruccelli, R., Leva, A. Lazzeri, S., Torzillo, G. (2011) Chlorophyll fluorescence technique as a rapid tool for in vitro screening of olive cultivars (*Olea europaea* L.) tolerant to drought stress. *Environ. Exp. Bot.*, 73: 49-56.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S.M.A. (2009) Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*. Springer Verlag/EDP Sciences/INRA, 29: 185-212.

Fehr, W.R., Caviness, C.E. (1977) Stages of soybean development. Special report No. 80, Cooperative extension service agriculture and home economics experiment station, Iowa State University, Ames, IA, USA.

Fghire, R., Anaya, F., Ali, O.I., Benlhabib, O., Ragab, R., Wahbi, S. (2016) Physiological and photosynthetic response of quinoa to drought stress. *Chilean JAR*. 75: 174-183.

Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., Sharkey, T.D. (2004) Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant Biol.*, 6: 269-279.

Flexas, J., Medrano, H. (2002a) Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann. Bot.* 89: 183-189.

Flexas, J., Medrano, H., (2002b) Review: energy dissipation in C₃ plants under drought. *Funct. Plant Biol.*, 29: 1209-1215.

Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Bota, J., Galmés, J., Henkle, M., Martínez-Cañellas, S., Medrano, H. (2006) Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New Phytol.*, 172: 73-82.

- Foroud, N., Mundel, H.H., Saindon, G., Entz, T. (1993) Effect of level and timing of moisture stress on soybean yield components. *Irrigat. Sci.*, 13: 149-155.
- Foyer, C.H., Noctor, G. (2000) Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. *New Phytol.*, 146: 359-388.
- Foyer, C.H., Noctor, G. (2005) Redox homeostasis and antioxidant signaling: A metabolic interface between stress perception and physiological responses. *Plant Cell.*, 17: 1866-1875.
- Foyer, C.H., Noctor, G. (2005) Redox homeostis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses, *Plant Cell* 17: 1866-1875.
- Fracheboud, Y., Leipner, J. (2003) The application of chlorophyll fluorescence to study light, temperature, and drought stress. U: Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology. DeEll, J.R., Toivonen, P.M.A. (ur.). Springer science+Business media, LLC, Canada, 126-150.
- Franić, M., Ledenčan, T., Brkić, I., Jambrović, A., Zdunić, Z., Brkić, A., Šimić, D., Galić, V., Brkić, J. (2017) Changes of chlorophyll *a* fluorescence parameters in water limited maize IBM population. Conference Paper, Conference: 52nd Croatian & 12th International Symposium on Agriculture, Dubrovnik, Croatia.
- Frederick, J.R., Camp, C.R., Bauer, P.J. (2001) Drought-stress effects on branch and mainstem seed yield and yield components of determinate soybean. *Crop Sci.*, 41: 759-763.
- Frederick, J.R., Woolley, J.T., Hesketh, J.D., Peters, D.B. (1991) Seed yield and agronomic traits of old and modern soybean cultivars under irrigation and soil water-deficit. *Field Crops Res.*, 27: 71-82.
- Friedman, M., Brandon, D.L. (2001) Nutritional and health benefits of soy proteins. *J. Agric. Food Chem.*, 49: 1069-1086.
- Fromme, P., Mathis, P. (2004) Unraveling the photosystem I reaction center: a history, or the sum of many efforts. *Photosynth. Res.*, 80: 109-124.
- Frosi, G., Harand, W., Teixeira de Oliveira, M., Pereira, S., Pereira Cabral, S., de Assunção Montenegro, A.A., Santos, M.G. (2017) Different physiological responses under drought stress result in different recovery abilities of two tropical woody evergreen species. *Acta Bot. Brasilica*, 31: 153-160.
- Galmés, J., Aranjuelo, I., Medrano, H., Flexas, J. (2013) Variation in Rubisco content and activity under variable climatic factors. *Photosynth. Res.* 117: 73-90.

- Galmés, J., Medrano, H., Flexas, J. (2007) Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in mediterranean plants with different growth forms. *New Phytol.*, 175: 81-93.
- Garg, N., Manchanda, G. (2009) ROS generation in plants: boon or bane? *Plant Biosys.*, 143: 81-96.
- Gazzoni, D.L. (1994) *Botany. U: Tropical Soybean: Improvement and production*, FAO, Rome, 61-65.
- Giardi, M.T., Cona, A., Kucera, T., Geiken, B., Masojidek, J., Mattoo, A.K. (1996) Long-term drought stress induces structural and functional reorganization of photosystem II. *Planta*, 199: 118-125.
- Giardi, M.T., Masojidek, J., Godde, D. (1997) Effects of abiotic stresses on the turnover of the D1 reaction centre II protein. *Physiol. Plant.*, 101: 635-642.
- Gill, S.S., Tuteja, N. (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant. Physiol. Bioch.*, 48: 909-930.
- Gill, S.S., Tuteja, N. (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48: 909-930.
- Giménez, C., Mitchell, V.J., Lawlor, D.W. (1992) Regulation of photosynthesis rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiol.* 98: 516-524.
- Golding, A.J., Johnson, G.N. (2003) Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought. *Planta*, 218: 107-114.
- Golding, A.J., Johnson, G.N. (2003) Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought. *Planta*, 218: 107-114.
- Gomes, M.T.G., da Luz, A.C., dos Santos, M.R., Batitucci, M.D.C.P., Silva, D.M., Falqueto, A.R. (2012) Drought tolerance of passion fruit plants assessed by the OJIP chlorophyll *a* fluorescence transient. *Sci. Hortic.* 142: 49-56.
- Gottardini, E., Cristofori, A., Cristofolini, F., Nali, C., Pellegrini, E., Bussotti, F., Ferretti, M. (2014) Chlorophyll-related indicators are linked to visible ozone symptoms: evidence from a field study on native *Viburnum lantana* L. plants in northern Italy. *Ecol. Ind.*, 39: 65-74.
- Gouth, A., Tari, I., Galle, I., Csiszar, J., Horvath, F., Pecsvaradi, A., Cseuz, L., Erdei, L. (2009) Chlorophyll *a* fluorescence induction parameters of flag leaves characterize genotypes and not the drought tolerance of wheat during grain filling under water deficit. *Acta Biol.*, 53: 1-7.

Govindjee, (1995) Sixty-three years since Kautsky: chlorophyll a fluorescence. *Aus. J. Plant Physiol.*, 22: 131-160.

Grewe, S., Ballottari, M., Alcocer, M., D'Andrea, C., Blifernez-Klassen, O., Hankamer, B., Mussgnug, J.H., Bassi, R., Kruse, O. (2014) Light-Harvesting Complex Protein LHCBM9 Is Critical for Photosystem II Activity and Hydrogen Production in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Cell*, 26: 1598-1611.

Groot, M.L., Pawlowicz, N.P., Wilderen, L.J.G.W., Breton, J., Stokkum, I.H.M., Grondelle, R. (2005) Initial electron donor and acceptor in isolated Photosystem II reaction centers identified with femtosecond mid-IR spectroscopy. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 102: 13087-13092.

Groth, G., Strotmann, H. (1999) New results about structure, function and regulation of the chloroplast ATP synthase (CF₀CF₁). *Physiol. Plant.*, 106: 142-148.

Guanter, L., Zhang, Y., Jung, M., Joiner, J., Voigt, M., Berry, J.A., Frankenberg, C., Huete, A.R., Zarco-Tejada, P., Lee, J.E. (2014) Global and time-resolved monitoring of crop photosynthesis with chlorophyll fluorescence. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 111: E1327-E1333.

Guidi, L., Degl'Innocenti, E., Remorini, D., Biricolti, S., Fini, A., Ferrini, F., Nicese, F.P., Tattini, M. (2011) The impact of UV-radiation on the physiology and biochemistry of *Ligustrum vulgare* exposed to different visible-light irradiance. *Environ. Exp. Bot.*, 70: 88-95.

Guisse, B., Srivastava, A., Strasser, R.J. (1995) Effects of high temperature and water stress on the polyphasic chlorophyll a fluorescence transient of potato leaves. U: Mathis, P. (ur.). *Photosynthesis: from light to biosphere*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 913-916.

Guler, N.S., Pehlivan, N. (2016) Exogenous low-dose hydrogen peroxide enhances drought tolerance of soybean (*Glycine max* (L.)) through inducing antioxidant system. *Acta Biol. Hung.*, 67: 169-183.

Gunasekera, D., Berkowitz, G.A. (1993) Use of transgenic plants with ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase antisense DNA to evaluate the rate limitation of photosynthesis under water-stress. *Plant Physiol.* 103: 629-635.

Hamada, A.M., Al-Hakimi, A.M.A. (2001) Salicylic acid versus salinity-drought induced stress on wheat seedlings. *Rostlinná výroba*, 47: 444-450.

Hamilton, D.W.A., Hills, A., Kohler, B., Blatt, M.R. (2000) Ca₂⁺ channels at the plasma membrane of stomatal guard cells are activated by hyperpolarization and abscisic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97: 4967-4972.

- Hankamer, B., Barber, J., Boekema, E.J. (1997) Higher plant PSII structure and membrane organisation review. *Annu. Rev. Plant Phys. Mol. Biol.* 48: 641-671.
- Hao, L., Wang, Y., Zhang, J., Xie, Y., Zhang, M., Duan, L., Li, Z. (2013) Coronatine enhances drought tolerance via improving antioxidative capacity to maintaining higher photosynthetic performance in soybean. *Plant Sci.*, 210: 1-9.
- Haupt-Herting, S., Fock, H.P. (2000) Exchange of oxygen and its role in energy dissipation during drought stress in tomato plants. *Physiol. Plant.* 110: 489-495.
- He, J., Chee, C.W., Goh, C.J. (1996) 'Photoinhibition' of *Heliconia* under natural tropical conditions: the importance of leaf orientation for light interception and leaf temperature. *Plant Cell Environ.*, 19: 1238-1248.
- He, J., Jin, Y., Du, Y-L., Wang, T., Turner, N.C., Yang, R.P., Siddique, K.H.M., Li, F.M. (2017) Genotypic variation in yield, yield components, root morphology and architecture, in soybean in relation to water and phosphorus supply. *Front. Plant Sci.* 8: 1499.
- He, J.X., Wang, J., Liang, H.G. (1995) Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves. *Physiol. Plant.* 93: 771-777.
- Heatherly, L.G., Ray, J.D. (2007) Soybean and Corn. U: Irrigation of Agriculture Crops. Second Edition. Lascano, R.J., Sojka, R.E. (ur.). American Society of Agronomy, Inc., 477-534.
- Heatherly, L.G., Spurlock, S.R. (1993) Timing of farrow irrigation termination for determinate soybean on clay soil. *Agron. J.*, 85: 1103-1108.
- Heath, R.L., Packer, L. (1968) Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Arch. Biochem. Biophys.*, 125: 180-198.
- Heldt, H.W. (1999) Plant biochemistry and molecular biology. Oxford University Press Inc., New York, 1-630.
- Hirasawa, T., Tanaka, K., Miyamoto, D., Takei, M., Ishihara, K. (1994) Effects of pre-flowering soil moisture deficits on dry matter production and ecophysiological characteristics in soybean plants under drought conditions during grain filling. *Jpn. J. Crop Sci.*, 63: 721-730.
- Hoekstra, F.A., Golovina, E.A., Buitink, J. (2001) Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci.*, 6: 431-438.

- Holaday, A.S., Ritchie, S.W., Nguyen, H.T. (1992) Effect of water deficit on gas-exchange parameters and ribulose 1,5- bisphosphate carboxylase activation in wheat. *Environ. Exp. Bot.*, 32: 403-410.
- Holzwarth, A.R., Müller, M.G., Reus, M., Nowaczyk, M., Sander, J., Rögner, M. (2006) Kinetics and mechanism of electron transfer in intact photosystem II and in the isolated reaction center: pheophytin is the primary electron acceptor. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 103: 6895-6900.
- Hong, Z., Lakkineni, K., Zhang, Z., Verma, D.P.S. (2000) Removal of feedback inhibition of delta(1)-pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiol.*, 122: 1129-1136.
- Huang, H., Zhang, Q., Zhao, L., Feng, J., Peng, C. (2010) Lutein plays a key role in the protection of photosynthetic apparatus in Arabidopsis under severe oxidative stress? *Pak. J. Bot.* 42: 2765-2774.
- Huang, W., Yang, Y.J., Hu, H., Zhang, S.B. (2015) Different roles of cyclic electron flow around photosystem I under sub-saturating and saturating light intensities in tobacco leaves. *Front Plant Sci.*, 6: 923.
- Huner, N.P.A., Öquist, G., Sarhan, F. (1998) Energy balance to light and cold. *Trends Plant Sci.*, 6: 224-230.
- Hura, T., Hura, K., Grzesiak, M. (2007) Effect of long-term drought stress on leaf gas exchange and fluorescence parameters in C₃ and C₄ plants. *Acta Physiol. Planta.*, 29: 103-113.
- Hurley, J.K., Morales, R., Martínez-Júlvez, M., Brodie, T.B., Medina, M., Gómez-Moreno, C., Tollin, G. (2002) Structure-function relationships in Anabaena ferredoxin/ferredoxin:NADP(+) reductase electron transfer: insights from site-directed mutagenesis, transient absorption spectroscopy and X-ray crystallography. *Biochim. Biophys. Acta.* 1554: 5-21.
- Huseynova, M., Suleymanov, S.Y., Rustamova, S.M., Aliyev, J.A. (2009) Drought-induced changes in photosynthetic membranes of two wheat (*Triticum aestivum* (L.)) cultivars. *Russ. Biokhimiya* 74: 1109-1116.
- Ifuku, K., Noguchi, T. (2016) Structural Coupling of Extrinsic Proteins with the Oxygen-Evolving Center in Photosystem II. *Front. Plant Sci.* 7: 84.
- Iglesias, A., Garrote, L., Quiroga, M., Moneo, M. (2011) A regional comparison of the effects of climate change on agriculture in Europe. *Climatic Change*, 112: 29-46.

- Imsande, J. (1989) Rapid dinitrogen fixation during soybean pod filling enhances net photosynthetic output and seed yield: a new perspective. *Agron. J.*, 81: 549-556.
- IPCC (2007) Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Core Writing Team. Pachauri, R.K., Reisinger, A. (ur.). IPCC, Geneva, Switzerland.
- Jaafar, H.Z.E., Ibrahim, M.H., Karimi, E. (2012) Phenolics and flavonoids compounds, phenylalanine ammonia lyase and antioxidant activity responses to elevated CO₂ in *Labisia pumila* (*Myrsinaceae*). *Molecules*, 17: 6331-6347.
- Jain, M., Tiwary, S., Gadre, R. (2010) Sorbitol-induced changes in various growth and biochemical parameters in maize. *Plant Soil Environ.*, 56: 263-267.
- Jaleel, C.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farook, M., Al-Juburi, H.J., Somasundaran, R., Panneerselvam, R. (2009) Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int. J. Agr. Biol.*, 11: 100-105.
- Jalink, H., Van der Schoor, R., Frandas, A., Van Pijlen, J.G. (1998) Chlorophyll fluorescence of *Brassica oleracea* seeds as a nondestructive marker for seed maturity and seed performance. *Seed Sci. Res.*, 8: 437-443.
- Jansson, S. (1999) A guide to the Lhc genes and their relatives in Arabidopsis. *Trends Plant Sci.*, 4: 236-240.
- Jedrowski, C., Ashoub, A., Brüggemann, W. (2013) Reactions of Egyptian landraces of *Hordeum vulgare* and *Sorghum bicolor* to drought stress, evaluated by the OJIP fluorescence transient analysis. *Acta Physiol. Plant.*, 35: 345-354.
- Jiang, Y., Huang, B. (2001) Drought and heat injury to two cool-season turf grasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. *Crop Sci.*, 41: 436-442.
- Jin, L., Smith, P., Noble, C.J., Stranger, R., Hanson, G.R., Pace, R.J. (2014) Electronic structure of the oxygen evolving complex in photosystem II, as revealed by 55Mn Davies ENDOR studies at 2.5 K. *Phys. Chem. Chem. Phys.*, 16: 7799-7812.
- Johnson, D.R., Major, D.J. (1979) Harvest index of soybeans as affected by planting date and maturity rating. *Agron. J.*, 71: 538-541.
- Johnson, G.N. (2011) Physiology of PSI cyclic electron transport in higher plants. *Biochim. Biophys. Acta*, 1807: 384-389.
- Johnson, G.N. (2005) Cyclic electron transport in C₃ plants: fact or artefact? *J. Exp. Bot.*, 56: 407-416.

Joliot, P., Johnson, G.N. (2011) Regulation of cyclic and linear electron flow in higher plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 108: 13317-13322.

Joliot, P., Joliot, A., Johnson, G. (2006) Cyclic electron transfer around photosystem I. U: *Photosystem I, Advances in Photosynthesis and Respiration*. Golbeck, J.H. (ur.). Springer Netherlands, 639-656.

Jongdee, B., Fukai, S., Cooper, M. (2002) Leaf water potential and osmotic adjustment as physiological traits to improve drought tolerance in rice. *Field Crops Res.*, 76: 153-163.

Jordan, P., Fromme, P., Witt, H.T., Klukas, O., Saenger, W., Krauss, N. (2001) Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. *Nature*, 411: 909-917.

Josipović, M., Plavšić, H., Sudarić, A., Vratarić, M., Liović, I. (2010) Utjecaj navodnjavanja i gnojidbe dušikom na urod zrna soje *Glycine max* (L.) Merr. 45. hrvatsko i 5. međunarodno savjetovanje agronoma. Opatija, Hrvatska, 751-755.

Josipović, M., Sudarić, A., Liović, I., Šoštarić, J., Marković, M., Plavšić, H. (2011) Urod soje (*Glycine max* (L.) Merr.) i ispiranje dušika u navodnjavanju i gnojidbi dušikom. Zbornik radova 5. hrvatske konferencije o vodama, Opatija, 917-929.

Jumrani, K., Bhatia, V.S., Pandey, G.P. (2017) Impact of elevated temperatures on specific leaf weight, stomatal density, photosynthesis and chlorophyll fluorescence in soybean. *Photosynth Res.*, 131: 333-350.

Jumrani, K., Bhatia, V.S. (2018) Impact of combined stress of high temperature and water deficit on growth and seed yield of soybean. *Physiol. Mol. Biol. Plants.*, 24: 37-50.

Junesch, U., Gräber, P. (1991) The rate of ATP-synthesis as a function of delta pH and delta psi catalyzed by the active, reduced H(+)-ATPase from chloroplasts. *FEBS Lett.*, 294: 275-8.

Junge, W., Haumann, M., Ahlbrink, R., Mulkidjanian, A., Clausen, J. (2002) Electrostatics and proton transfer in photosynthetic water oxidation. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 357: 1407-1418.

Sarkar, K.K., Mannan, M.A., Haque, M.M., Ahmed, J.U. (2015) Physiological basis of water stress tolerance in soybean, *Bangladesh Agron. J.*, 18: 71-78.

Kalaji, H.M., Guo, P. (2008) Chlorophyll fluorescence: a useful tool in barley plant breeding programs. Chapter 12. U: *Photochemistry Research Progress*. Sánchez, A., Gutierrez, S.J. (ur.), Nova Science Publishers, Inc., 439-463.

Kalaji, H.M., Jajoo, A., Oukarroum, A., Brestic, M., Zivcak, M., Samborska, I.A., Cetner, M.D., Łukasik, I., Goltsev, V., Ladle, R.J. (2016) Chlorophyll *a* fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiol. Plant.*, 38: 102.

Kalaji, H.M., Schansker, G., Ladle, R.J., Goltsev, V., Bosa, K., Allakhverdiev, S.I., Brestic, M., Bussotti, F., Calatayud, A., Dabrowski, P., Elsheery, N.I., Ferroni, L., Guidi, L., Hogewoning, S.W., Jajoo, A., Misra, A.N., Nebauer, S.G., Pancaldi, S., Penella, C., Poli, D.B., Pollastrini, M., Romanowska-Duda, Z.B. Rutkowska, B., Serodio, J., Suresh, K., Szulc, W., Tambussi, E., Yanniccari, M., Zivcak, M. (2014) Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynth. Res.*, 122: 121-158.

Kalaji, H.M., Schansker, G., Brestič, M., Bussotti, F., Calatayud, A., Ferroni, L., Goltsev, V., Guidi, L., Jajoo, A., Li, P., Losciale, P., Mishra, V.K., Misra, A.N., Nebauer, S.G., Pancaldi, S., Penella, C., Pollastrini, M., Suresh, K., Tambussi, E., Yanniccari, M., Živčák, M., Cetner, M.D., Samborska, I.A., Stirbet, A., Olsovska, K., Kunderlikova, K., Shelonzek, H., Rusinowski, S., Bąba, W. (2017) Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel, *Photosynth. Res.*, 132: 13-66.

Kalaji, M.H., Bosa, K., Koscielniak, J., Hossain, Z. (2011) Chlorophyll *a* fluorescence - a useful tool for the early detection of temperature stress in spring barley (*Hordeum vulgare* (L.)). *OMICS*, 15: 925-934.

Karam, F., Masaad, R., Sfeir, T., Mounzer, O., Roupael, Y. (2005) Evapotranspiration and seed yield of field grown soybean under deficit irrigation conditions. *Agric. Water Manag.*, 75: 226-244.

Karlson, P. (1993) Biokemija. Školska knjiga, Zagreb, 1-448.

Kautsky, H., Appel, W., Amann, H. (1960) Chlorophyll fluorescenz und kohlen-saure assimilation. *Biochemische Zeitschrift*, 322: 277-292.

Kautsky, H., Hirsch, A. (1931) Neue versuche zur kohlen-saure-assimilation. *Naturwissenschaften* 19: 964.

Kawakami, K., Umena, Y., Kamiya, N., Shen, J. (2009) Location of chloride and its possible functions in oxygen-evolving photosystem II revealed by X-ray crystallography. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 106: 8567-8572.

Kereša, S., Barić, M., Horvat, M., Habuš Jerčić, I. (2008) Mehanizmi tolerantnosti biljaka na sušu i njihova genska osnova kod pšenice. *Sjemenarstvo*, 25: 35-45.

- Keyvan, S. (2010) The effects of drought stress on yield, relative water content, proline, soluble carbohydrates and chlorophyll of bread wheat cultivars. *J. Anim. Plant Sci.*, 8: 1051-1060.
- Kim, J.Y., Mahé, A., Brangeon, J., Prioul, J.L. (2000) A maize vacuolar invertase, IVR2, is induced by water stress. Organ/tissue specificity and diurnal modulation of expression. *Plant Physiol.*, 124: 71-84.
- Kirchhoff, H., Horstmann, S., Weis, E. (2000) Control of the photosynthetic electron transport by PQ diffusion microdomains in thylakoids of higher plants. *Biochim. Biophys. Acta*, 1459: 148-168.
- Kobraee, S., Shamsi, K. (2012) Effect of drought stress on dry matter accumulation and morphological traits in soybean. *Int. Joor. Biosci.*, 10: 73-79.
- Kobraei, S., Etminan, A., Mohammadi, R., Kobraee, S. (2011) Effects of drought stress on yield and yield components of soybean. *Ann. Biol. Res.*, 2: 504-509.
- Kocheva, K., Lambrev, P., Georgiev, G., Goltsev, V., Karabalieva, M. (2004) Evaluation of chlorophyll fluorescence and membrane injury in the leaves of barley cultivars under osmotic stress. *Bioelectro. Chemistry.*, 63: 121-124.
- Kohzuma, K., Cruz, J.A., Akashi, K., Hoshiyasu, S., Munekage, Y.N., Yokota, A., Kramer, D.M. (2009) The long-term responses of the photosynthetic proton circuit to drought. *Plant Cell Environ.*, 32: 209-219.
- Konstantinova, P., Van der Schoor, R., Van den Bulk, R.W., Jalink, H. (2002) Chlorophyll fluorescence sorting as a method for improvement of barley (*Hordeum vulgare* L.) seed health and germination. *Seed. Sci. Technol.* 30: 411-421.
- Korte, L.L., Williams, J.H., Specht, J.E. Sorensen, R.C. (1983) Irrigation of soybean genotypes during reproductive ontogeny. I. Agronomic responses. *Crop Sci.*, 23: 521-527.
- Kovačević, J., Kovačević, M., Cesar, V., Drezner, G., Lalić, A. Lepeduš, H., Zdunić, Z., Jurković, Z., Dvojković, K., Katanić, Z., Kovačević, V. (2013) Photosynthetic efficiency and quantitative reaction of bread winter wheat to mild short-term drought conditions. *Turk. J. Agric. For.*, 37: 385-393.
- Kovačević, J., Mazur, M., Drezner, G., Lalić, A., Sudarić, A., Dvojković, K., Viljevac-Vuletić, M., Josipović, M., Josipović, A., Markulj-Kulundžić, A., Lepeduš, H. (2017) Photosynthetic efficiency parameters as indicators of agronomic traits of winter wheat cultivars in different soil water conditions. *Genetika* 49: 891-910.

- Kurisu, G., Kusunoki, M., Katoh, E., Yamazaki, T., Teshima, K., Onda, Y., Kimata-Ariga, Y., Hase, T. (2001) Structure of the electron transfer complex between ferredoxin and ferredoxin-NADP(+) reductase. *Nat. Struct. Biol.*, 8: 117-121.
- Labudda, M. (2013) Lipid peroxidation as a biochemical marker for oxidative stress during drought. An effective tool for plant breeding. *E-wydawnictwo*, 1-12, <http://www.e-wydawnictwo.eu/Document/DocumentPreview/3342>
- Laemmli, U.K. (1970) Cleavage of structural proteins during assembly of head of Bacteriophage-T4. *Nature*, 227: 680-685.
- Lambrevia, M.D., Russo, D., Polticelli, F., Scognamiglio, V., Antonacci, A., Zobnina, V., Campi, G., Rea, G. (2014) Structure/function/dynamics of photosystem II plastoquinone binding sites. *Curr. Protein Pept. Sci.*, 15: 285-295.
- Larkunthod, P., Nounjan, N., Siangliw, J.L., Toojinda, T., Sanitchon, J., Jongdee, B., Theerakulpisut, P. (2018) Physiological responses under drought stress of improved drought tolerant rice lines and their parents. *Not. Bot. Horti. Agrobo.*, 46: 679-687.
- Lauer, J.G., Bjil, C.G., Grusak, M.A., Baenziger, P.S., Boote, K., Lingle, S., Carter, T., Kaeppler, S., Boerma, R., Eizenga, G., Carter, P., Goodman, M., Nafziger, E., Kidwell, K., Mitchell, R., Edgerton, M.D., Quesenberry, K., Willcox, M.C. (2012) The scientific grand challenges of the 21st century for the Crop Science Society of America. *Crop Sci.*, 52: 1003-1010.
- Lauriano, J.A., Ramalho, J.C., Lidon, F.C., Ceumatos, M. (2006) Mechanisms of energy dissipation in peanut under water stress. *Photosynthetica* 44: 404-410.
- Lawlor, D.W. (2013) Genetic engineering to improve plant performance under drought: physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities. *J. Exp. Bot.*, 64: 83-108.
- Lawlor, D.W., Cornic, G. (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.*, 25: 275-294.
- Lee, T.Y., Woo, S.Y., Kwak, M.J., Inkyin, K. Lee, K.E., Jang, J.H., Kim, I.R. (2016) Photosynthesis and chlorophyll fluorescence responses of *Populus sibirica* to water deficit in a desertification area in Mongolia. *Photosynthetica*, 54: 317-320.
- Lepeduš, H., Tomašić, A., Jurić, Katanić, Z., Cesar, V., Fulgosi, H. (2009) Photochemistry of PSII in CYP38 *Arabidopsis thaliana* Deletion Mutant. *Food Technol. Biotechnol.*, 47: 275-280.

Leport, L., Turner, N.C., French, R.J., Barr, M.D., Duda, R., Davies, S.L., Tennant, D., Siddique, K.H.M. (1999) Physiological responses of chickpea genotypes to terminal drought in a Mediterranean-type environment. *Eur. J. Agron.*, 11: 279-291.

Li, G., Wu, H., Sun, Y., Zhang, S. (2013) Response of chlorophyll fluorescence parameters to drought stress in sugar beet seedlings. *Russ. J. Plant Physiol.*, 60: 337-342.

Li, R., Guo, P., Baum, M., Grando, S., Ceccarelli, S. (2006) Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agr. Sci. China*, 5: 751-757.

Lichtenthaler, H.K. (1987) Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol.*, 148: 350-382.

Lichtenthaler, H.K. (1996) Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *J. Plant Physiol.*, 148: 4-14.

Lichtenthaler, H.K., Burkart, S. (1999) Photosynthesis and high light stress. *Bulg. J. Plant Physiol.*, 25: 3-16.

Liener, I.E. (1994) Implications of antinutritional components in soybean foods. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.*, 34: 31-67.

Lipiec, J., Doussan, C., Nosalewicz, A., Kondracka, K. (2013) Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. *Int. Agrophys.*, 27: 463-477.

Liu, C., Liu, Y., Guo, K., Fan, D., Li, G., Zheng, Y., Yu, L., Yang, R. (2011) Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environ. Exp. Bot.*, 71: 174-183.

Liu, F., Anderson, M.N., Jensen, C.R. (2003) Loss of pod set caused by drought stress is associated with water status and ABA content of reproductive structure in soybean. *Plant Bio.*, 30: 271-280.

Liu, F., Jensen, C.R., Andersen, M.N. (2004) Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development: its implication in altering pod set. *Field Crops Res.*, 86: 1-13.

Liu, Z.H., Zhang, Z.B., Chu, L.Y., Shao, H.B. (2010) The corresponding relationship between roles of NADP-malic enzymes and abiotic stress in plants. *Emir. J. Food Agric.*, 22: 239-249.

Lobato, A.K.S., Neto, M.A.M., Meirelles, A.C.S., Silva, L.I., Marochio, C.A., Monteiro, E.R., Neto, H.Z., Maleia, M.P., Moiana, L.D., Bronzato, A.R., Cruz, F.J.R. (2009)

Relationship between leaf relative water content and total soluble proteins in soybean exposed to short water deficit. *Res. J. Biol. Sci.*, 4: 1061-1067.

Loggini, B., Scartazza, A., Brugnoli, E., Navari-Izzo, F. (1999) Antioxidative defense system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiol.*, 119: 1091-1100.

Loomis, R.S., Connor, D.J. (1992) Water concepts. U: *Crop Ecology: Productivity and management in agricultural systems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England, 224-256.

Lu, C., Zhang, J. (1999) Effects of water stress on Photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *J. Exp. Bot.* 50: 1199-1206.

Madhava Rao, K.V. (2006) Introduction. In: *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants*. Madhava Rao, K.V., Raghavendra, A.S., Reddy, J.K. (ur.). Springer, Dordrecht, 1-14.

Mahr, J. (2014) Module: Photosynthesis: The Light-Dependent Reactions. OpenStax College, 11-18, URL: <http://cnx.org/content/m45452/1.4/>

Majumdar, S., Ghosh S., Glick, B.R., Dumbroff, E.B. (1991) Activities of chlorophyllase, phosphoenolpyruvate carboxylase and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in the primary leaves of soybean during senescence and drought. *Physiol. Plant.*, 81: 473-480.

Makbul, S., Saruhan Guler, N., Durmus, N., Guven, S. (2011) Changes in anatomical and physiological parameters of soybean under drought stress. *Turk. J. Bot.*, 35: 369-377.

Maleki, A., Naderi, A., Naseri, R., Fathi, A., Bahamin, S. Maleki, R. (2013) Physiological performance of soybean cultivars under drought stress. *Bull. Env. Pharmacol. Life Sci.*, 2: 38-44.

Malenčić, Dj., Gašić, O., Popović, M., Boza, P. (2000) Screening for antioxidant properties of *Salvia reflexa* Hornem. *Phytother. Res.*, 14: 546-548.

Manavalan, L.P., Guttikonda, S.K., Phan Tran, L.S., Nguyen, H.T. (2009) Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. *Plant Cell Physiol.*, 50: 1260-1276.

Mantri, N., Patade, V., Penna, S., Ford, R., Pang, E. (2012) Abiotic stress responses in plants: present and future. U: Ahmad, P., Prasad, M.N.V. (ur.). *Abiotic stress responses in plants: metabolism, productivity and sustainability*. Springer, New York, 1-19.

- Markulj Kulundžić, A., Kovačević, J., Viljevac Vuletić, M., Josipović, A., Liović, I., Mijić, A., Lepeduš, H., Matoša Kočar, M. (2016) Impact of abiotic stress on photosynthetic efficiency and leaf temperature in sunflower. *Poljoprivreda*, 22: 17-22.
- Masojidek, J., Trivedi, S., Halshaw, L., Alexiou, A., Hall, D.O. (1991) The synergistic effect of drought and light stresses in sorghum and pearl millet. *Plant Physiol.*, 96: 198-207.
- Masoumi, H., Masoumi, M., Darvish, F., Daneshian, J., Nourmohammadi, G., Habibi, D. (2010) Change in several antioxidant enzymes activity and seed yield by water deficit stress in soybean (*Glycine max* L.) cultivars. *Not. Bot. Horti Agrobo.*, 38: 86-94.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *J. Exp. Bot.*, 51: 659-668.
- Mazor, Y., Borovikova, A., Caspy, I., Nelson, N. (2017) Structure of the plant photosystem I supercomplex at 2.6 Å resolution. *Nat. Plants*, 3: 1701-1704.
- McCree, K.J. (1972) The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agric. Meteorol.*, 9: 191-216.
- McKay, J.K., Richards, J.H., Mitchell-Olds, T. (2003) Genetics of drought adaptation in *Arabidopsis thaliana*: I. Pleiotropy contributes to genetic correlations among ecological traits. *Mol. Ecol.*, 12: 1137-1151.
- Meckel, L., Egli, D.B., Phillips, R.E., Radcliffe, D., Leggett, J.E. (1984) Effect of moisture stress on seed growth in soybeans. *Agron. J.*, 75: 1027-1031.
- Medina, M., Gómez-Moreno, C. (2004) Interaction of Ferredoxin-NADP(+) Reductase with its Substrates: Optimal Interaction for Efficient Electron Transfer. *Photosyn. Res.*, 79: 113-131.
- Medrano, H., Escalona, J.M., Bota, J., Gulías, J., Flexas, J. (2002) Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Ann. Bot.*, 89: 895-905.
- Mehta, P., Allakhverdiev, S.I., Jajoo, A. (2010) Characterization of photosystem II heterogeneity in response to high salt stress in wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Photosynth. Res.* 105: 249-255.
- Meng, L.L., Song, J.F., Wen, J., Zhang, J., Wei, J.H. (2016) Effects of drought stress on fluorescence characteristics of photosystem II in leaves of *Plectranthus scutellarioides*. *Photosynthetica*, 54: 414-421.

- Meyer, S., de Kouchkovsky, Y. (1993) Electron transport, photosystem 2 reaction centers and chlorophyll-protein complexes of thylakoids of drought resistant and sensitive lupin plants. *Photosynth. Res.*, 37: 49-60.
- Mimi, M.A., Mannan, Q.A. Khaliq, M.A. Baset, M. (2016) Yield response of soybean (*Glycine max* (L.)) genotypes to water deficit stress. *Bangladesh Agron.*, 2: 51-60.
- Mirzaee, M., Moieni, A., Ghanati, F. (2013) Effects of drought stress on the lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in two canola (*Brassica napus* L.) cultivars. *J. Agr. Sci. Tech.*, 15: 593-602.
- Mitchell, P. (1975) The protonmotive Q cycle: a general formulation. *FEBS Lett.*, 59: 137-139.
- Mittler, R. (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.*, 7: 405-410.
- Miyashita, K., Tanakamaru, S., Maitani, T., Kimura, K. (2005) Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environ. Exp. Bot.*, 53: 205-214.
- Mlinarić, S., Antunović Dunić, J., Skendrović Babojelić, M., Cesar, V., Lepeduš, H. (2017) Differential accumulation of photosynthetic proteins regulates diurnal photochemical adjustments of PSII in common fig (*Ficus carica* L.) leaves. *J. Plant Physiol.*, 209: 1-10.
- Mohammadkhani, N., Heidari, R. (2007) Effects of drought stress on protective enzyme activities and lipid peroxidation in two maize cultivars. *Pak. J. Biol. Sci.*, 10: 3835-3840.
- Monneveux, P., Pastenes, C., Reynolds, M.P. (2003) Limitations to photosynthesis under light and heat stress in three high-yielding wheat genotypes. *J. Plant Physiol.*, 160: 657-666.
- Morrison, M.J., McLaughlin, N.B., Cober, E.R., Butler, G.M. (2006) When is short-season soybean most susceptible to water stress? *Can. J. Plant. Sci.*, 86: 1327-1331.
- Mullan, D., Pietragalla, J. (2012) Leaf relative water content. U: Physiological breeding II: A field guide to wheat phenotyping. Pask, A.J.D., Pietragalla, J., Mullan, D., Reynolds, M. (ur.). CIMMYT, Mexico, 25-27.
- Murchie, E.H., Lawson, T. (2013) Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *J. Exp. Bot.*, 64: 3983-98.

- Musumeci, M.A., Ceccarelli, E.D., Catalano-Dupuy, D.L. (2012) The Plant-type Ferredoxin-NADP⁺ reductases. U: *Advances in Photosynthesis – Fundamental Aspects*. Najafpour, M.M. (ur.). IntechOpen, 239-262.
- Mutava, R. N., Prince, S. J. K., Syed, N. H., Song, L., Valliyodan, B., Chen, W., Nguyen, H., T. (2015) Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 86: 109-120.
- Nelson, D.L., Cox, M.M. (2012) *Lehninger principles of biochemistry*, 6th edition. W.H. Freeman & Company, New York, SAD, 1-1340.
- Nelson, N. (2009) Plant photosystem I – the most efficient nano-photochemical machine. *J. Nanosci. Nanotechnol.*, 9: 1709-1713.
- Nelson, N., Junge, W. (2015) Structure and energy transfer in photosystems of oxygenic photosynthesis. *Annu. Rev. Biochem.*, 84: 659-683.
- Nelson, N., Yocum, C.F. (2006) Structure and function of photosystems I and II. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57: 521-565.
- Nield, J., Orlova, E.V., Morris, E.P., Gowen, B., van Heel, M., Barber, J. (2000) 3D map of the plant photosystem II supercomplex obtained by cryoelectron microscopy and single particle analysis. *Nat. Struct. Biol.*, 7: 44-47.
- Niyogi, K.K. (1999) Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 50: 333-359.
- Noctor, G., Foyer, C.H. (1998) Ascorbat and glutathione: Keeping active oxygen under control. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Bio.*, 49: 249-279.
- Nogués, S., Baker, N.R. (2000) Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. *J. Exp. Bot.* 51: 1309-1317.
- Nouri, M.Z., Moumeni, A., Komatsu, S. (2015) Abiotic Stresses: Insight into Gene Regulation and Protein Expression in Photosynthetic Pathways of Plants. *Int. J. Mol. Sci.*, 16: 20392-416.
- Nussbaum, S., Geissmann, M., Eggenberg, P., Strasser, R.J., Fuhrer, J. (2001) Ozone sensitivity in herbaceous species as assessed by direct and modulated chlorophyll fluorescence techniques. *J. Plant Physiol.* 158: 757-766.
- Ohashi, Y., Nakayama, N., Saneoka H., Fujita, K. (2006) Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants. *Biol. Plant.*, 50: 138-141.

- Okuno, D., Iino, R., Noji, H. (2011) Rotation and structure of FoF₁-ATP synthase. *J. Biochem.*, 149: 655-664.
- Ommen, O.E., Donnelly, A., Vanhoutvin, S., Van Oijen, M., Manderscheid, R. (1999) Chlorophyll content of spring wheat flag leaves grown under elevated CO₂ concentrations and other environmental stresses within the ESPACE-wheat project. *Eur. J. Agron.*, 10: 197-203.
- Ort, D.R., Baker, N.R. (2002) A photoprotective role for O(2) as an alternative electron sink in photosynthesis? *Curr. Opin. Plant. Biol.*, 5: 193-8.
- Osmond, C.B., Grace, S.C. (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 46: 1415-1422.
- Ososki, A.L., Kennelly, E.J. (2003) Phytoestrogens: a review of the present state of research., *Phytother. Res.*, 17: 845-869.
- Oukarroum, A., Schansker, G., Strasser, R.J. (2009) Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl *a* fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. *Physiol. Plantarum*, 137: 188-199.
- Oukarroum, A., El Madidi, S., Strasser, R.J. (2016) Differential heat sensitivity index in barley cultivars (*Hordeum vulgare* (L.)) monitored by chlorophyll *a* fluorescence OKJIP. *Plant Physiol. Biochem.*, 105: 102-108.
- Oukarroum, A., Madidi, S.E., Schansker, G., Strasser, R.J. (2007) Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* (L.)) by chlorophyll *a* fluorescence OLKJIP under drought stress and rewatering. *Environ. Exp. Bot.*, 60: 438-446.
- Oya, T., Nepomuceno, A.L., Neumaier, N., Boucas Farias, J.R., Tobita, S., Ito, O. (2004) Drought tolerance characteristics of Brazilian soybean cultivars - evaluation and characterization of drought tolerance of various Brazilian soybean cultivars in the field. *Plant Prod. Sci.*, 7: 129-137.
- Pagliano, C., Saracco, G., Barber, J. (2013) Structural, functional and auxiliary proteins of photosystem II. *Photosynth Res.*, 116: 167-188.
- Paknejad, F., Nasri, M., Moghadam, H.R.T., Zahedi, H., Alahmadi, M.J. (2007) Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. *J. Biol. Sci.*, 7: 841-847.
- Pan, X., Li, M., Wan, T., Wang, L., Jia, C., Hou, Z., Zhao, X., Zhang, J., Chang, W. (2011) Structural insights into energy regulation of light-harvesting complex CP29 from spinach. *Nat. Struct. Mol. Biol.*, 18: 309-315.

- Pan, X., Liu, Z., Li, M., Chang, W. (2013) Architecture and function of plant light-harvesting complexes II. *Curr. Opin. Struct. Biol.*, 23: 515-525.
- Papageorgiou, G.C. (2004) Fluorescence of photosynthetic pigments in vitro and in vivo. U: Papageorgiou, G.C., Govinjee (ur.). *Chlorophyll a fluorescence a signature of photosynthesis: Advances in photosynthesis and respiration*. Vol 19, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 43-63.
- Pareek, A., Sopory, S.K., Bohnert, H.J., Govindjee (ur.). (2010) *Abiotic stress adaptation in plants: physiological, molecular and genomic foundation*. Springer, Dordrecht.
- Parry, M.A.J., Andraloj, P., Khan, S., Lea, P., Keys, A.J. (2002) Rubisco activity: effects of drought stress. *Ann. Bot.*, 89: 833-839.
- Passarini, F., Wientjes, E., Hienerwadel, R., Croce, R. (2009) Molecular basis of light harvesting and photoprotection in CP24: unique features of the most recent antenna complex. *J. Biol. Chem.*, 284: 29536-29546.
- Pelleschi, P., Rocher, J.P., Prioul, J.L. (1997) Effect of water restriction on carbohydrate metabolism and photosynthesis in mature maize leaves. *Plant Cell Environ.*, 20: 493-503.
- Pelloux, J., Jolivet, Y., Fontaine, V., Banvoy, J., Dizengremel, P. (2001) Changes in Rubisco and Rubisco activase gene expression and polypeptide content in *Pinus halepensis* M. subjected to ozone and drought. *Plant Cell Environ.*, 24: 123-131.
- Penella, C., Landi, M., Guidi, L., Nebauer, S.G., Pellegrini, E., San Bautista, A., Remorini, D., Nali, C., Lopez-Galarza, S., Calatayud, A. (2016) Salt-tolerant rootstock increases yield of pepper under salinity through maintenance of photosynthetic performance and sink strength. *J. Plant Physiol.*, 193: 1-11.
- Perdomo, J.A., Capó-Bauçà, S., Carmo-Silva, E., Galmés, J. (2017) Rubisco and Rubisco activase play an important role in the biochemical limitations of photosynthesis in rice, wheat, and maize under high temperature and water deficit. *Front. Plant Sci.* 8: 490.
- Pevalek-Kozlina, B. (2003) *Fiziologija bilja. Profil*, Zagreb, 1-566.
- Pinheiro, C., Chaves, M.M. (2011) Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *J. Exp. Bot.*, 62: 869-882.
- Pirzad, A., Shakiba, M.R., Zehtab-Salmasi, S., Mohamadi, S.A., Darvishzedeh, R., Samadi, A. (2011) Effect of water stress on leaf relative water content, chlorophyll, proline and soluble carbohydrates in *Matricaria chamomilla* (L.). *J. Med. Plants Res.*, 5: 2483-2488.

- Pocock, T., Król, M., Huner, N.P.A. (2004) The determination and quantification of photosynthetic pigments by reverse phase high-performance liquid chromatography, thin-layer chromatography, and spectrophotometry. *Methods Mol. Biol.*, 274: 137-148.
- Porcar-Castell, A., Tyystjärvi, E., Atherton, J., van der Tol, C., Flexas, J., Pfündel, E.E., Moreno, J., Frankenberg, C., Berry, J.A. (2014) Linking chlorophyll *a* fluorescence to photosynthesis for remote sensing applications: mechanisms and challenges. *J. Exp. Bot.*, 65: 4065-4095.
- Qin, X., Suga, M., Kuang, T., Shen, J.R. (2015) Structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI-LHCI supercomplex. *Science*, 348: 989-995.
- Rabinowitch, E., Govindjee. (1969) *Photosynthesis*. Wiley, New York, 1-274.
- Rahbarian, R., Khavari-Nejad, R., Ganjeali, A., Bagheri, A., Najafi, F. (2011) Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and water relations in tolerant and susceptible chickpea (*Cicer arietinum* (L.)) genotypes. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.*, 53: 47-56.
- Rampino, P., Pataleo, S., Gerardi, C., Mita, G., Perrotta C. (2006) Drought stress response in wheat: physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes. *Plant Cell Environ.*, 29: 2143-2152.
- Raper, C.D., Kramer, P.J. (1987) *Stress Physiology*. U: Soybeans: Improvement, production, and uses. Wilcox, J.R. (ur.). American Society of Agronomy, Madison, WI, 589-641.
- Razavi, F., Pollet, B., Steppe, K., Van Labeke, M.C. (2008) Chlorophyll fluorescence as a tool for evaluation of drought stress in strawberry. *Photosynthetica*, 46, 631-633.
- Reddy, A.R., Chaitanya, K.V., Vivekanandan, M. (2004) Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.*, 161: 1189-1202.
- Redondo-Gómez, S. (2013) *Abiotic and biotic stress tolerance in plants*. U: *Molecular stress physiology of plants*. Rout, G.R., Das, A.B. (ur.), Springer, India, 1-20.
- Ribas-Carbo, M., Taylor, N.L., Giles, L., Busquets, S., Finnegan, P.M., Day, D.A., Lambers, H., Medrano, H., Berry, J.A., Flexas, J. (2005) Effects of water stress on respiration in soybean leaves. *Plant Physiol.*, 139: 466-73.
- Riccardi, F., Gazeau, P., Jacquemot, M.P., Vincent, D., Zivy, M. (2004) Deciphering genetic variation of proteome responses to waterdeficit in maize leaves. *Plant Physiol. Biochem.*, 42: 1003-1011.

Richter, M.L., Samra, H.S., He, F., Giessel, A.J., Kuczera, K.K. (2005) Coupling proton movement to ATP synthesis in the chloroplast ATP synthase. *J. Bioenerg. Biomembr.*, 37: 467-473.

Rintamäki, E., Salo, R., Aro, E.M. (1994) Rapid turnover of the D1 reaction-center protein of photosystem II as a protection mechanism against photoinhibition in a moss *Ceratodon purpureus* (Hedw.). *Brid. Planta.* 193: 520-529.

Röhrich, R.C., Englert, N., Troschke, K., Reichenberg, A., Hintz, M., Seeber, F., Balconi, E., Aliverti, A., Zanetti, G., Köhler, U., Pfeiffer, M., Beck, E., Jomaa, H., Wiesner, J. (2005) Reconstitution of an apicoplast-localised electron transfer pathway involved in the isoprenoid biosynthesis of *Plasmodium falciparum*. *FEBS Lett.*, 579: 6433-6438.

Roldán, A, Díaz-Vivancos, P., Hernández, J.A., Carrasco, L., Caravaca, F. (2008) Superoxide dismutase and total peroxidase activities in relation to drought recovery performance of mycorrhizal shrub seedlings grown in an amended semiarid soil. *J. Plant Physiol.*, 165: 715-722.

Rollins, J.A., Habte, E., Templer, S.E., Colby, T., Schmidt, J., von Korff, M. (2013) Leaf proteome alterations in the context of physiological and morphological responses to drought and heat stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). *J. Exp. Botany*, 64: 3201-3212.

Romanowska, E., Wroblewska, B., Drozak, A., Siedlecka, M. (2006) High-light intensity protects photosynthetic apparatus of pea plants against exposure to lead. *Plant Physiol. Biochem.*, 44: 387-394.

Saccardy, K., Pineau, B., Roche, O., Cornic, G. (1998) Photochemical efficiency of photosystem II and xanthophylls cycle components in *Zea mays* leaves exposed to water stress and high light. *Photosynth. Res.* 56: 57-66.

Sadeghipour, O., Abbasi, S. (2012) Soybean response to drought and seed inoculation. *World Appl. Sci. J.*, 17: 55-60.

Sairam, R.K., Shukla, D.S., Saxena, D.C. (1997) Stress induced injury and antioxidant enzymes in relation to drought tolerance in wheat genotypes. *Biol. Plant.*, 40: 357-364.

Sairam, R. K., Siravastava, G.C. (2002) Changes in antioxidant activity in subcellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long term salt stress. *Plant Sci.*, 162: 897-907.

Sairam, R., Deshmukh, P., Saxena, D.C. (1998) Role of antioxidant systems in wheat genotypes tolerance to water stress. *Biol. Plant.*, 41: 387-394.

- Saitoh, K., Mahmood, T., Kuroda, T. (1999) Effect of moisture stress at different growth stages on flowering and pod set in determinate and indeterminate soybean cultivars. *Jpn. J. Crop Sci.*, 68: 537-544.
- Sakai, T., Kogiso, M. (2008) Soy isoflavones and immunity. *J. Med. Invest.*, 55: 167-173.
- Salazar-Parra, C., Aguirreolea, J., Sánchez-Díaz, M., Irigoyen, J.J., Morales, F. (2012) Photosynthetic response of Tempranillo grapevine to climate change scenarios. *Ann. Appl. Biol.*, 161: 277-292.
- Sarker, A.M., Rahman, M.S., N. K. Paul, N.K. (1999) Effect of soil moisture on relative leaf water content, chlorophyll, proline and sugar accumulation in wheat. *J. Agron. Crop Sci.*, 183: 225-229.
- Sarvikas, P., Tyystjarvi, T., Tyystjarvi, E. (2010) Kinetics of prolonged photoinhibition revisited: photoinhibited photosystem II centres do not protect the active ones against loss of oxygen evolution. *Photosynth. Res.*, 103: 7-17.
- Satoh, K., Wydrzynski, T., Govindjee (2005) Introduction to photosystem II. U: Photosystem II: The Light-Driven Water: Plastoquinone Oxidoreductase. *Advances in Photosynthesis and Respiration*. Wydrzynski, T., Satoh, K. (ur.). Springer, Dordrecht, 11-22.
- Schnettger, B., Critchley, C., Santore, U.J., Graf, M., Krause, G.H. (1994) Relationship between photoinhibition of photosynthesis, D1 protein turnover and chloroplast structure: effects of protein synthesis inhibitors. *Plant Cell Environ.*, 17: 55-64.
- Seelert, H., Dencher, N.A., Müller, D.J. (2003) Fourteen protomers compose the oligomer III of the proton-rotor in spinach chloroplast ATP synthase. *J. Mol. Biol.*, 333: 337-344.
- Sekhon, H.S., Singh, G., Sharma, P., Bains, T.S. (2010) Water use efficiency under stress environments. U: Climate change and management of cool season grain legume crops. Yadav, S.S., McNeil, D.L., Redden, R., Patil, S.A. (ur.). Springer Press, Dordrecht-Heidelberg-London-New York.
- Shao, R., Wang, K., Shangguan, Z. (2010) Cytokinin-induced photosynthetic adaptability of *Zea mays* L. to drought stress associated with nitric oxide signal: Probed by ESR spectroscopy and fast OJIP fluorescence rise. *J. Plant Physiol.*, 167: 472-479.
- Sharma, P., Jha, A.B., Dubey, R.S., Pessarakli, M. (2012) Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *J. Bot.* 217037:26.

- Shen, J.R. (2015) The Structure of Photosystem II and the Mechanism of Water Oxidation in Photosynthesis, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 66: 23-48.
- Shi, L.X., Hall, M., Funk, C., Schröder, W.P. (2012) Photosystem II, a growing complex: updates on newly discovered components and low molecular mass proteins. *Biochim. Biophys. Acta*, 1817: 13-25.
- Shikanai, T. (2007) Cyclic Electron Transport Around Photosystem I: Genetic Approaches. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 58: 199-217.
- Shikanai, T. (2014) Central role of cyclic electron transport around photosystem I in the regulation of photosynthesis. *Curr. Opin. Biotechnol.*, 26: 25-30.
- Siddique, K.H.M., Regan, K.L., Tennant, D., Thomson, B.D. (2001) Water use and water use efficiency of cool season grain legumes in low rainfall Mediterranean-type environments. *Eur. J. Agron.*, 15: 267-280.
- Siegien, N., Leszezynska, R.B. (2004) Effects of drying rate on dehydration sensitivity of excised wheat seedling shoots as related to sucrose metabolism and antioxidant enzyme activities. *Plant Sci.*, 167: 879-888.
- Sinclair, T.R. (1998) Historical changes in harvest index and crop nitrogen accumulation. *Crop Sci.*, 38: 638-643.
- Singh, S., Gupta, A.K., Kaur, N. (2012) Differential responses of antioxidative defence system to long-term field drought in wheat (*Triticum aestivum* (L.)) genotypes differing in drought tolerance. *J. Agron. Crop Sci.*, 198: 185-195.
- Singh, R.J., Kollipara, K.P., Hymowitz, T. (1993) Backcross (BC₂-BC₄) derived fertile plants from *Glycine max* and *G. tomentella* intersubgeneric hybrids. *Crop Sci.* 33: 1002-1007.
- Sionit, N., Kramer, P.J. (1977) Effect of water stress during different stages of growth of soybean. *Agron. J.*, 69: 274-278.
- Skotnica, J., Matoušková, M., Nauš, J., Lazár, D., Dvořák, L. (2000) Thermoluminescence and fluorescence study of changes in Photosystem II photochemistry in desiccating barley leaves. *Photosynth. Res.* 65: 29-40.
- Sloane, R.J., Patterson, R.P., Carter Jr., T.E. (1990) Field drought tolerance of a soybean plant introduction. *Crop Science*, 30: 118-123.
- Smiciklas, K.D., Mullen, R.E., Carlson, R.E., Knapp, A.D. (1992) Soybean seed quality response to drought stress and pod position. *Agron. J.* 84: 166-170.

- Smirnoff, N. (1998) Plant resistance to environmental stress. *Curr. Opin. Biotechnol.*, 9: 214-219.
- Sneller, C.H., Dombek, D. (1997) Use of irrigation in selection for soybean yield potential under drought. *Crop Science*, 37: 1141-1147.
- Srebrić, M., Perić, V. (2014) Promene komponenti prinosa zrna sestrinskih linija soje u uslovima suše. *Selekcija i semearstvo*, 20: 37-44.
- Srivalli, B., Sharma, G., Khanna-Chopra, R. (2003) Antioxidative defense system in an upland rice cultivar subjected to increasing intensity of water stress followed by recovery. *Plant Physiol.*, 119: 503-512.
- Standfuss, J., Terwisscha van Scheltinga, A.C., Lamborghini, M., Kühlbrandt, W., (2005) Mechanisms of photoprotection and nonphotochemical quenching in pea light-harvesting complex at 2.5 Å resolution. *EMBO J.*, 24: 919-928.
- Stewart, B.A., Howell, A.T. (2003) *Encyclopedia of Water Science*. Marcel Dekker, New York, USA, 1-1104.
- Stirbet, A., Govindjee (2011) On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll *a* fluorescence induction) and Photosystem II: basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *J. Photochem. Photobiol.*, 104: 236-257.
- Strasser, R.J., Govindjee (1991) The F_0 and the OJIP fluorescence rise in higher plants and algae. U: *Regulation of chloroplast biogenesis*. Argyroudi-Akoyunoglou, J.H. (ur.). Plenum, New York, 423-426.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Govindjee, G. (1995) Polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochem. Photobiol.*, 61: 32-42.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M. (2004) Analysis of chlorophyll *a* fluorescence transient. U: *Chlorophyll *a* fluorescence a signature of photosynthesis: Advances in photosynthesis and respiration 19*. Papageorgiou, G.C., Govindjee (ur.). Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 321-362.
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M. (2000) The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. U: *Probing photosynthesis: Mechanisms, regulation and adaptation*. Yunus, M., Pathre, U., Mohanty, P. (ur.). Taylor and Francis, London, 445-483.
- Strasser, R.J., Stirbet, A.D. (1998) Heterogeneity of photosystem II probed by the numerically simulated chlorophyll *a* fluorescence rise (O-J-I-P). *Math. Comput. Simul.*, 48: 3-9.

- Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., Qiang, S., Goltsev, V. (2010) Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and afterrehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochim. Biophys. Acta*, 1797: 1313-1326.
- Stroebel, D., Choquet, Y., Popot, J.L., Picot, D. (2003) An atypical haem in the cytochrome b(6)f complex. *Nature*, 426: 413-418.
- Stryer, L. (1991) *Biokemija*. Školska knjiga, Zagreb, 1-876.
- Subrahmanyam, D., Subash, N., Haris, A., Sikka, A.K. (2006) Influence of water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica*, 44: 125-129.
- Sudarić, A., Vratarić, M., Volenik, S., Duvnjak, T. (1997) Parameters for the estimation of genetic gain in soybean breeding program at the Osijek Agricultural Institute. *Eurosoya*, 11: 16-22.
- Suresh, K., Nagamani, C., Kantha, D.L., Kumar, M.K. (2012) Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. *Photosynthetica*, 50: 549-556.
- Taiz, L., Zeiger, E. (2002) *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc., 111-170.
- Taware, S.P. (1993) Multiple regression analysis for seed yield in soybean. *Soybean Genetics Newsletter*, 24: 96-98.
- Taylor, S.C., Berkelman, T., Yadav, G., Hammond, M. (2013) A Defined Methodology for Reliable Quantification of Western Blot Data. *Mol. Biotechnol.*, 55: 217-226.
- Tester, M., Langridge, P. (2010) Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science*, 12: 818-822.
- Tezara, W., Martinez, D., Rengifo, E., Herrera, A. (2003) Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub *Lycium nodosum* (*Solanaceae*) to drought, soil salinity and saline spray. *Ann. Bot.* 92: 757-765.
- Tezara, W., Mitchell, V., Driscoll, S.P., Lawlor, D. (2002) Effects of water deficit and its interaction with CO₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. *J. Exp. Bot.* 53: 1781-1791.
- Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.D., Lawlor, D.W. (1999) Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 401: 914-917.

- Towbin, H., Staehelin, T., Gordon, J. (1979) Electrophoretic transfer of proteins from polyacrylamide gels to nitrocellulose sheets: procedure and some applications. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 76: 4350-4354.
- Trenberth, K.E. (2011) Changes in precipitation with climate change. Clim. Res., 47: 123-138.
- Tsimilli-Michael, M, Strasser, R.J. (2008) In vivo assessment of stress impact on plant's vitality: applications in detecting and evaluating the beneficial role of Mycorrhization on host plants. U: Mycorrhiza: state of the art, genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics. Varma, A. (ur.). Springer, Berlin, 679-703.
- Tsimilli-Michael, M., Eggenberg, P., Biro, B., Köves-Pechy, K., Vörös, I., Strasser, R.J. (2000) Synergistic and antagonistic effects of arbuscular mycorrhizal fungi and *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixers on the photosynthetic activity of alfalfa, probed by the polyphasic chlorophyll a fluorescence transient O-J-I-P. Appl. Soil Ecol., 15: 169-182.
- Tuba, Z., Saxena, D.K., Srivastava, K., Singh, S., Czebol, S., Kalaji, M.H. (2010) Chlorophyll *a* fluorescence measurements for validating the tolerant bryophytes for heavy metal (Pb) biomapping. Curr. Sci., 98: 1505-1508.
- Türkan, İ., Bor, M., Özdemir, F., Koca, H. (2005) Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* (L.) subjected to polyethylene glycol mediated water stress. Plant Science, 168: 223-231.
- Turner, N.C., Wright, G.C., Siddique, K.H.M. (2001) Adaptation of grain legumes (pulses) to water-limited environments. Adv. Agron., 71: 193-231.
- Umar, M., Siddiqui, Z.S. (2018) Physiological performance of sunflower genotypes under combined salt and drought stress environment. Acta Bot. Croat. 77: 36-44.
- Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J.R., Kamiya, N. (2011) Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. Nature, 473: 55-60.
- Vadez, V., Berger, J.D., Warkentin, T., Asseng, S., Ratnakumar, P., Rao, K.P.C., Gaur, P.M., Munier-Jolain, N., Larmure, A., Voisin, A.S., Sharma, H.C., Pande, S., Sharma, M., Krishnamurthy, L., Zaman, M.A. (2012) Adaptation of grain legumes to climate change: a review. Agron. Sustain. Dev., 32: 31-44.
- Vadez, V., Kholova, J., Choudhary, S., Zindy, P., Terrier, M., Krishnamurth, L., Kumar, P.R., Turner, N.C. (2011) Whole plant response to drought under climate

change. U: Crop adaptation to climate change. Yadav, S.S., Redden, R., Hatfield, J.L., Lotze-Campen, H., Hall, A.E. (ur.). Chichester-Wiley-Blackwell.

Valladares, F., Pearcy, R.W. (1997) Interactions between water stress, sun–shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant Cell Environ.*, 20: 25-36.

Van Heerden, P.D.R., Swanepoel, J.W., Krüger, G.H.J. (2007) Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C₃-mode CO₂ assimilation. *Environ. Exp. Bot.* 61: 124-136.

Verhoeven, A.S., Demmig-Adams, B., Adams, B.B. (1997) Enhanced employment of the xanthophylls cycle and thermal energy dissipation in spinach exposed to high light and N stress. *Plant Physiol.*, 113: 817-824.

Verma, S., Dubey, R.S. (2003) Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants. *Plant Sci.*, 164: 645-655.

Vieira, R.D., TeKrony, D.M., Egli, D.B. (1992) Effect of drought and defoliation stress in the field on soybean seed germination and vigor. *Crop Sci.*, 32: 471-475.

Viljevac, M., Dugalić, K., Mihaljević, I., Šimić, D., Sudar, R., Jurković, Z., Lepeduš, H. (2013) Chlorophyll content, photosynthetic efficiency and genetic markers in two sour cherry (*Prunus cerasus* L.) genotypes under drought stress. *Acta Bot. Croat.*, 72: 221-235.

Voet, D., Voet, J.G. (2004) *Biochemistry*. John Wiley & Sons Inc., New York, 1-1361.

Vollmar, M., Schlieper, D., Winn, M., Büchner, C., Groth, G. (2009) Structure of the c14 rotor ring of the proton translocating chloroplast ATP synthase. *J. Biol. Chem.*, 284: 18228-18235.

Vratarić, M., Sudarić, A. (2008) *Soja*, Poljoprivredni institut Osijek, Osijek, 1-460.

Vredenberg, W., Durchan, M., Prášil, O. (2009) Photochemical and photoelectrochemical quenching of chlorophyll fluorescence in photosystem II. *Biochim. Biophys. Acta*, 1787: 1468-1478.

Vukadinović, V., Jug, I., Đurđević, B. (2014) *Ekofiziologija bilja*. Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Osijek, 1-223.

Walker, D. (1987) *Fluorescence. U: The Use of the Oxygen Electrode and Fluorescence Probes in Simple Measurements of Photosynthesis*. Walker, D. (ur.). Oxgraphics, University of Sheffield, Sheffield, 17-46.

- Wang, F.Z., Wang, Q.B., Kwon, S.Y., Kwak, S.S., Su, W.A. (2005) Enhance drought tolerance of transgenic rice plants expressing a pea manganese superoxide dismutase. *J. Plant Physiol.*, 162: 465-472.
- Wang, Z.X., Chen, L., Ai, J., Qin, H.Y., Liu, Y.X., Xu, P.L., Jiao, Z.Q., Zhao, Y., Zhang, Q.T. (2012) Photosynthesis and activity of photosystem II in response to drought stress in Amur grape (*Vitis amurensis* Rupr.). *Photosynthetica* 50: 189-196.
- Westgate, M.E., Peterson, C.M. (1993) Flower and pod development in water deficient soybean. *J. Exp. Bot.*, 258: 109-117.
- Whitelegge, J.P., Zhang, H., Aguilera, R., Taylor, R.M., Cramer, W.A. (2002) Full subunit coverage liquid chromatography electrospray ionization mass spectrometry (LCMS+) of an oligomeric membrane protein: cytochrome b(6)f complex from spinach and the cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. *Mol. Cell. Proteomics*, 1: 816-827.
- Whitmarsh, J., Govindjee (2002) Photosystem II. U: Encyclopedia of life sciences. Macmillan Publishers Ltd., Nature Publishing Group, 1-13.
- Whitmore, J.S. (2000) Drought Concepts and Characteristics. U: Drought Management on Farmland, Springer Netherlands, 4-12.
- Wilcox, J.R. (1974) Response of three soybean strains to equi-distant spacings. *Agron. J.* 66: 409-412.
- Wilkinson, S., Davies, W.J. (2002) ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell & Env.*, 25: 195-210.
- Wollman, F.A., Minai, L., Nechushtai, R. (1999) The biogenesis and assembly of photosynthetic proteins in thylakoid membranes. *Biochim. Biophys. Acta*, 1411: 21-85.
- Woo, N.S., Badger, M.R., Pogson, B.J. (2008) A rapid, non-invasive procedure for quantitative assessment of drought survival using chlorophyll fluorescence. *Plant Methods*, 4: 27.
- Woolery, P.O., Schmal, J.L., Davis, A.S. (2010) Evaluation of chlorophyll fluorescence as an indicator of dehydration stress in American chestnut seedlings. *Native Plants Journal*, 11: 27-32.
- Wu, C., Wang, Z., Sun, H., Guo, S. (2006) Effects of different concentrations of nitrogen and phosphorus on chlorophyll biosynthesis, chlorophyll *a* fluorescence, and photosynthesis in *Larix olgensis* (L) seedlings. *Front. Forest China*, 1: 170-175.

- Yamori, W., Shikanai, T. (2016) Physiological functions of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis and plant growth. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 67: 81-106.
- Yim, O., Ramdeen, K.T. (2015) Hierarchical Cluster Analysis: Comparison of Three Linkage Measures and Application to Psychological Data. *Quant. Methods Psychol.*, 11: 8-21.
- Yordanov, I., Velikova, V., Tsonev, T. (2000) Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica*, 38: 171-186.
- Yordanov, I., Velikova, V., Tsonev, T. (2003) Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulg. J. Plant Phys., Special Issue* 29: 187-206.
- Yoshida, M., Muneyuki, E., Hisabori, T. (2001) ATP synthase—a marvellous rotary engine of the cell, *Nat. Rev. Mol. Cell. Biol.*, 2: 669-677.
- Yusuf, M.A., Kumar, D., Rajwanshi, R., Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., Govindjee, Sarin, N.B. (2010) Overexpression of gamma-tocopherol methyl transferase gene in transgenic *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: physiological and chlorophyll *a* fluorescence measurements. *Biochimi. Biophys. Acta*, 1797: 1428-1438.
- Zdunić, Z., Kovačević, J., Josipović, M., Sudarić, A., Drezner, G., Andrić, L., Bede, M., Guberac, V., Marić, S., Đurkić, I., Volenik, S., Šatović, Z. (2015) Stanje u sjemenarstvu i trendovi njegova razvoja. Zbornik radova sa znanstvenog skupa „Proizvodnja hrane i šumarstvo – temelj razvoja istočne Hrvatske“, Hrvatska akademija znanosti i umjetnosti, 121-141.
- Zhang, J., Jia, W., Yang, J., Ismail, A.M. (2006) Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crop Res.*, 97: 111-119.
- Zhang, L., Zhang, Z., Gao, H., Xue, Z.C., Yang, C., Meng, X.L., Meng, Q.W. (2011) Mitochondrial alternative oxidase pathway protects plants against photoinhibition of the repair of photodamaged PSII through preventing formation of reactive oxygen species in *Rumex K-1* leaves. *Physiol. Plant.*, 143: 396-407.
- Zhang, M., Duan, L., Tian, X., He, Z., Li, J., Wang, B., Li, Z. (2007) Uniconazole-induced tolerance of soybean to water deficit stress in relation to changes in photosynthesis, hormones and antioxidant system. *J. Plant Physiol.*, 164: 709-717.
- Zhou, Y., Lam, H.M., Zhang, J. (2007) Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice. *J. Exp. Bot.* 58: 1207-1217.

- Zivcak, M., Brestic, M., Balatova, Z., Drevenakova, P., Olsovska, K., Kalaji, M.H., Allakhverdiev, S.I. (2013) Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. *Photosynth. Res.* 117: 529-546.
- Zivcak, M., Kalaji, H.M., Shao, H.B., Olsovska, K., Brestic, M. (2014) Photosynthetic proton and electron transport in wheat leaves under prolonged moderate drought stress. *J. Photochem. Photobiol. B: Biology* 137: 107-115.
- Zivcak, M., Olsovska, K., Brestic, M. (2017) Photosynthetic responses under harmful and changing environment: Practical aspects in crop research. U: *Photosynthesis: Structures, Mechanisms, and Applications*. Hou, H.J.M., Najafpour, M.M., Moore, G.F., Allakhverdiev, S.I., (ur.), Springer International Publishing, 203-248.
- Zlatev, Z. (2009) Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence of young wheat plant. *Biotechnology*, 23: 437-441.
- Zlatev, Z., Lidon, F.C. (2012) An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. *Emir. J. Food Agric.*, 24: 57-72.
- Zlatev, Z., Yordanov, I. (2004) Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in common bean plants. *Bulg. J. Plant Physiol.* 30: 3-18.
- Zoz, T., Steiner, F., Guimarães, V.F., Castagnara, D.D., Meinerz, C.C., Fey, R. (2013) Peroxidase activity as an indicator of water deficit tolerance in soybean cultivars. *Biosci. J.*, 29: 1664-1671.
- Zulfugarov, I.S., Mishra, S.R., Lee, C.H. (2010) Quantitative analysis of cyclic electron flow in rice plants (*Oryza sativa* L.) lacking PsbS protein of Photosystem II. *Proceedings of ANAS (Biological Sciences)* 65: 90-95.
- Zulini, L., Rubinigg, M., Zorer, R., Bertamini M. (2005) Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence and photosynthetic pigments in grapevine leaves (*Vitis vinifera* cv. 'White Riesling'). *Proceedings of the International Workshop on Advances in Grapevine and Wine Research*, 754: 289-294.
- Živčák, M., Brestič, M., Olšovská, K., Slamka, P. (2008) Performance index as a sensitive indicator of water stress in *Triticum aestivum* (L.), *Plant Soil Environ.*, 54: 133-139.

7. SAŽETAK

Soja (*Glycine max* (L.) Merr.) čini više od pola ukupne proizvodnje uljarica u svijetu. Kao i mnoge druge vrste, održivost njene proizvodnje ozbiljno ugrožava suša, koja pojavom u kritičnim fazama razvoja, može značajno smanjiti konačni prinos usjeva soje. Kako bi provjerili potencijal domaćih genotipova soje za svojstvo tolerantnosti na abiotski stres uzrokovan nedostatkom vode testirali smo utjecaj suše na fotosintetsku učinkovitost lista i prinos zrna 13 genotipova soje. U nastavku istraživanja za daljnje testiranje odabrana su dva genotipa s ciljem detaljnog proučavanja regulatornih mehanizma fotosintetske učinkovitosti koji izravno sudjeluju u odgovoru biljke na ovaj stres. U tu svrhu mjereni su parametri fotosintetske učinkovitosti, relativni sadržaj vode u listu, lipidna peroksidacija, fotosintetski pigmenti i regulatorni fotosintetski proteini, kao i komponente prinosa zrna soje u tri različite faze razvoja (početak cvatnje, početak formiranja mahuna i puni razvoj (nalijevanje) sjemena) kroz dvije godine istraživanja. Navedenim analizama ispitana je mogućnost njihove primjene u oplemenjivanju soje, prvenstveno mjerenja fluorescencije klorofila *a*, kao relativno brze i neinvazivne metode za otkrivanje razlika između genotipova u toleranciji na abiotski stres suše.

Rezultati provedenog istraživanja pokazali su statistički značajnu razliku u vrijednostima parametara fotosintetske učinkovitosti i biokemijskih parametara, kao i vrijednostima komponenti prinosa zrna, što znači da testirani genotipovi, s obzirom na razinu njihove genetske varijabilnosti, imaju različitu razinu tolerancije na stres uzrokovan sušom. Oba genotipa su 2014. godine bila najtolerantnija na nedostatak vode u fazi početka cvatnje, u usporedbi s fazama početak formiranja mahuna i puni razvoj (nalijevanje) sjemena. To je potvrđeno prosječno višim vrijednostima parametara indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}), maksimalni kvantni prinos fotosustava II (F_v/F_m), prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu (ET_o/RC), omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_o/DI_o) i prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_o(TR_o-ET_o)$) te nižim vrijednostima parametara rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu (DI_o/RC) i varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_J) u tretmanu suše u odnosu na kontrolu. Isto tako, vrijednosti komponenti prinosa zrna (broj etaža, broj mahuna, broj zrna, masa zrna i žetveni indeks) u ovoj fazi razvoja, također kod oba genotipa i u istoj godini istraživanja, nisu bile niže u tretmanu suše u odnosu na kontrolu. Ovi rezultati se ne podudaraju s vrijednostima navedenih parametara iz 2013. godine što znači da razlike između godina istraživanja, točnije različiti uvjeti okoline, imaju velik utjecaj na fotosintetsku učinkovitost lista i komponente prinosa zrna soje.

U fazi početka formiranja mahuna stres uzrokovan sušom je imao najveći utjecaj na proces fotosinteze što je bilo vidljivo iz najvećih razlika između kontrole i tretmana suše u vrijednostima koncentracije produkata peroksidacije lipida (TBARS),

relativnog sadržaja vode u listu (RWC), te omjera klorofila a i b (Chl a/b), kao i PIABS, koje su bile prisutne kod oba genotipa i u obje godine istraživanja. U ovoj fazi razvoja je suša isto tako imala i najveći utjecaj na prinos zrna soje, što potvrđuju niže vrijednosti broja mahuna i broja zrna te mase zrna prisutne u tretmanu suše kod oba genotipa i u obje godine istraživanja. Iz toga se može zaključiti kako je faza početka formiranja mahuna najbolja za testiranje genotipova soje na svojstvo tolerantnosti na stres uzrokovan nedostatkom vode.

Genotip OS-211 je u sušnim uvjetima imao bolje regulatorne mehanizme fotosintetske učinkovitosti što je potvrđeno višim vrijednostima PI_{ABS} , F_v/F_m , TR_o/DI_o i $ET_o(TR_o-ET_o)$, te nižim vrijednostima DI_o/RC i V_j , kao i višim koncentracijama Chl a i Chl b te boljom relativnom akumulacijom regulatornih fotosintetskih proteina citokrom *f* i *D1*. Učinkoviti mehanizmi prilagodbe na stres uzrokovan sušom prisutni u genotipu OS-211 su pridonijeli višim vrijednostima svih komponenti prinosa, osim žetvenog indeksa, koje je ovaj genotip imao, u svim godinama istraživanja i fazama razvoja, u usporedbi s genotipom Korana.

Indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) i gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS_o) su pokazali značajnu ovisnost o relativnom sadržaju vode u listu što znači da se metoda mjerenja fluorescencije klorofila a, kao jedna od najbržih neinvazivnih metoda testiranja vitalnosti biljke, može koristiti u oplemenjivanju za testiranje razlika u tolerantnosti genotipova na stres izazvan sušom, ali i za dobivanje informacija o trenutnom stanju fotosintetskog aparata biljaka.

8. SUMMARY

Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) makes more than half of the world's total oil production. Like many other species, the sustainability of its production is seriously endangered by drought, which, at critical phases of development, can significantly reduce the final yield of soybean crops. In order to evaluate the potential of native soybean genotypes for tolerance to abiotic stress caused by water deficit, we tested the effect of drought on the photosynthetic efficiency of leaf and grain yield of 13 soybean genotypes. In the continuation of the study for further testing, two genotypes were selected with the aim of thoroughly studying the regulatory mechanisms of photosynthesis that directly participate in plant response to this stress. For this purpose, the parameters of photosynthetic efficiency, relative water content, lipid peroxidation, photosynthetic pigments, and regulatory photosynthetic proteins, as well as components of yield were measured in three different stages of development (beginning of flowering, beginning of pod formation and full development of seed) through two years of research. The above mentioned analyses investigated the possibility of their application in soybean breeding, especially chlorophyll *a* fluorescence measurement as a relatively fast and non-invasive method for detection of differences between genotypes in tolerance to drought stress.

The results of the conducted research showed a statistically significant difference in the values of the photosynthetic efficiency parameters and biochemical parameters, as well as the values of grain yield components, which means that the tested genotypes, considering the level of their genetic variability, showed a different level of tolerance to the drought stress. Both genotypes were the most tolerant on the water deficiency at the flowering phase of 2014, compared with the phases of the pod formation and the full seeds development, which was confirmed with the higher average values of the index of photosynthetic efficiency (PI_{ABS}), maximum quantum yield of PSII (F_v/F_m), electron transport flux per active reaction center (ET_o/RC), flux ratio trapping per dissipation (TR_o/DI_o) and electron transport beyond Q_A ($ET_o(TR_o-ET_o)$) and lower values of dissipation per active reaction center (DI_o/RC) and variable fluorescence at J step (V_j) in the drought stress treatment, as well as the values of the grain yield components (number of nodes, pods and grains, grain weight and harvest index), which at this stage of development, in both genotypes and years of research, were not lower in the drought stress treatment when compared to control. These results do not match the values of the above mentioned parameters in 2013, meaning that the differences between the years of research, more precisely the different environmental conditions, have a great influence on the photosynthetic efficiency of leaf and soybean yield components.

At the beginning of pod formation stage, drought stress had the greatest influence on the photosynthesis process, which was evident from the highest differences between control and drought stress treatment in the values of concentration of lipid peroxidation products (TBARS), relative water content (RWC) and chlorophyll *a* and *b* ratio (Chl *a/b*), as well as PI_{ABS} , which were present in both genotypes and in both years of research. At this stage of development, the drought stress also had the greatest influence on the grain yield, which was confirmed with lower values of the number of pods and grains, as well as the grain weight in drought stress treatment in both genotypes and years of research. These results leads to conclusion that beginning of pod formation is the best phase for testing soybean genotypes for tolerance to stress caused by water deficiency.

Genotype OS-211 had a better regulatory mechanisms of photosynthetic efficiency in drought conditions, which was confirmed with higher values of PI_{ABS} , F_v/F_m , TR_o/DI_o and $ET_o(TR_o-ET_o)$ and lower values of DI_o/RC and V_J , as well as higher concentrations of photosynthesis pigments (Chl *a* and Chl *b*) and better relative accumulation of regulatory photosynthetic proteins, cytochrome *f* and D1. Effective adaptation mechanisms to the drought stress present in the genotype OS-211 contributed to higher values of all yield components, except the harvest index, that this genotype had during all years of research and development phases compared to the genotype Korana.

The photosynthetic efficiency index (PI_{ABS}) and density of active reaction centres (RC/CS_o) showed significant dependence on the relative water content in the leaf, meaning that chlorophyll *a* fluorescence measurement, as one of the fastest non-invasive methods of testing plant vitality, can be used in breeding for the testing of differences in the tolerance of genotypes to the drought stress, but also to obtain information on the current state of the photosynthetic apparatus of the plants.

9. PRILOZI

Tablica 24. Analiza varijance mase zrna 13 genotipova soje u kontrolnom i tretmanu suše u preliminarnom pokusu 2012. godine.

Masa zrna 2012.		
Izvor varijabilnosti	df	F
Tretman	1	88,91*
Genotip	12	8,69*
Tretman*Genotip	12	1,04 ^{nz}
Pogreška	208	

* - značajno na razini $P < 0,05$; nz - nije značajno, df - stupnjevi slobode

Tablica 25. Srednje vrijednosti i standardne devijacije prinosa zrna 13 genotipova soje u kontroli i tretmanu suše 2012. godine.

Genotip \ Tretman	Kontrola	Suša
S1	10,71 ± 1,32	9,44 ± 0,98
S2	11,58 ± 0,88	9,52 ± 0,90
S3	11,00 ± 1,34	8,98 ± 1,36
S4	12,15 ± 0,97	10,70 ± 0,57
S5	10,74 ± 1,14	7,97 ± 0,96
S6	9,19 ± 1,02	7,97 ± 1,05
S7	9,19 ± 1,23	7,84 ± 1,13
S8	9,32 ± 1,18	8,70 ± 1,36
S9	11,64 ± 1,11	9,27 ± 0,82
S10	10,72 ± 1,12	7,81 ± 1,06
S11	11,53 ± 0,99	9,64 ± 1,01
S12	10,44 ± 0,90	8,30 ± 0,59
S13	8,53 ± 1,23	7,20 ± 0,86

Tablica 26. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametara fotosintetske učinkovitosti genotipova OS-211 i Korana u kontroli i tretmanu suše sve dane mjerenja i prosjek mjerenja u fazi početka cvatnje (1. faza) 2013. godine izražene u relativnim jedinicama. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu ($p < 0,05$).

2013.					
Fotosintetski parametar	Dan mjerenja	1. faza			
		OS-211		KORANA	
		Kontrola	Suša	Kontrola	Suša

V_J	1.	$0,46 \pm 0,02$	$0,49 \pm 0,03$	$0,47 \pm 0,03$	$0,52 \pm 0,04$
	2.	$0,45 \pm 0,02$	$0,45 \pm 0,02$	$0,47 \pm 0,02$	$0,49 \pm 0,02$
	3.	$0,43 \pm 0,02$	$0,47 \pm 0,03$	$0,43 \pm 0,02$	$0,51 \pm 0,03$
	Prosjek	$0,45 \pm 0,02$ c	$0,47 \pm 0,03$ b	$0,46 \pm 0,03$ bc	$0,51 \pm 0,03$ a
V_I	1.	$0,68 \pm 0,01$	$0,70 \pm 0,02$	$0,68 \pm 0,02$	$0,69 \pm 0,02$
	2.	$0,68 \pm 0,01$	$0,70 \pm 0,04$	$0,68 \pm 0,02$	$0,70 \pm 0,02$
	3.	$0,66 \pm 0,02$	$0,73 \pm 0,04$	$0,65 \pm 0,02$	$0,71 \pm 0,04$
	Prosjek	$0,67 \pm 0,02$ b	$0,71 \pm 0,04$ a	$0,67 \pm 0,02$ b	$0,70 \pm 0,03$ a
F_v/F_m	1.	$0,823 \pm 0,007$	$0,819 \pm 0,007$	$0,810 \pm 0,017$	$0,815 \pm 0,009$
	2.	$0,829 \pm 0,006$	$0,837 \pm 0,005$	$0,826 \pm 0,006$	$0,827 \pm 0,006$
	3.	$0,829 \pm 0,004$	$0,831 \pm 0,008$	$0,828 \pm 0,005$	$0,823 \pm 0,008$
	Prosjek	$0,827 \pm 0,006$ a	$0,829 \pm 0,010$ a	$0,821 \pm 0,013$ b	$0,822 \pm 0,009$ b
RC/CS_0	1.	$198,26 \pm 11,31$	$203,45 \pm 13,57$	$199,74 \pm 10,67$	$214,93 \pm 17,04$
	2.	$260,63 \pm 11,86$	$254,06 \pm 8,32$	$250,63 \pm 16,68$	$261,42 \pm 15,25$
	3.	$222,71 \pm 17,08$	$229,43 \pm 17,53$	$214,14 \pm 16,50$	$232,93 \pm 12,91$
	Prosjek	$227,20 \pm 29,21$ ab	$228,98 \pm 24,81$ ab	$221,50 \pm 26,09$ b	$236,43 \pm 24,36$ a
ABS/RC	1.	$2,06 \pm 0,11$	$2,03 \pm 0,11$	$1,98 \pm 0,12$	$1,89 \pm 0,12$
	2.	$1,85 \pm 0,07$	$1,88 \pm 0,06$	$1,89 \pm 0,15$	$1,87 \pm 0,12$
	3.	$1,87 \pm 0,12$	$1,90 \pm 0,15$	$1,88 \pm 0,14$	$1,84 \pm 0,13$
	Prosjek	$1,93 \pm 0,14$ ab	$1,93 \pm 0,13$ a	$1,92 \pm 0,14$ ab	$1,87 \pm 0,12$ b
TR_0/RC	1.	$1,70 \pm 0,10$	$1,66 \pm 0,09$	$1,60 \pm 0,09$	$1,54 \pm 0,10$
	2.	$1,54 \pm 0,06$	$1,57 \pm 0,05$	$1,56 \pm 0,12$	$1,55 \pm 0,09$
	3.	$1,55 \pm 0,10$	$1,58 \pm 0,13$	$1,56 \pm 0,11$	$1,52 \pm 0,09$
	Prosjek	$1,60 \pm 0,11$ a	$1,60 \pm 0,10$ a	$1,57 \pm 0,11$ ab	$1,53 \pm 0,09$ b
ET_0/RC	1.	$0,93 \pm 0,08$	$0,85 \pm 0,08$	$0,84 \pm 0,07$	$0,75 \pm 0,10$
	2.	$0,84 \pm 0,06$	$0,87 \pm 0,05$	$0,83 \pm 0,08$	$0,79 \pm 0,06$
	3.	$0,88 \pm 0,05$	$0,84 \pm 0,09$	$0,88 \pm 0,07$	$0,74 \pm 0,07$
	Prosjek	$0,88 \pm 0,07$ a	$0,85 \pm 0,07$ a	$0,85 \pm 0,07$ a	$0,76 \pm 0,08$ b
DI_0/RC	1.	$0,36 \pm 0,02$	$0,37 \pm 0,02$	$0,38 \pm 0,05$	$0,35 \pm 0,03$
	2.	$0,32 \pm 0,01$	$0,31 \pm 0,01$	$0,33 \pm 0,03$	$0,32 \pm 0,03$
	3.	$0,32 \pm 0,03$	$0,32 \pm 0,03$	$0,32 \pm 0,03$	$0,33 \pm 0,04$
	Prosjek	$0,33 \pm 0,03$ a	$0,33 \pm 0,03$ a	$0,34 \pm 0,04$ a	$0,33 \pm 0,03$ a
PI_{ABS}	1.	$2,73 \pm 0,31$	$2,38 \pm 0,24$	$2,47 \pm 0,47$	$2,22 \pm 0,36$
	2.	$3,19 \pm 0,27$	$3,40 \pm 0,31$	$2,87 \pm 0,31$	$2,70 \pm 0,25$
	3.	$3,47 \pm 0,50$	$2,95 \pm 0,35$	$3,42 \pm 0,52$	$2,44 \pm 0,31$
	Prosjek	$3,13 \pm 0,48$ a	$2,91 \pm 0,52$ a	$2,92 \pm 0,58$ a	$2,45 \pm 0,36$ b
RC/ABS	1.	$0,49 \pm 0,03$	$0,49 \pm 0,03$	$0,51 \pm 0,03$	$0,53 \pm 0,03$
	2.	$0,54 \pm 0,02$	$0,53 \pm 0,02$	$0,53 \pm 0,04$	$0,54 \pm 0,03$
	3.	$0,54 \pm 0,04$	$0,53 \pm 0,04$	$0,54 \pm 0,05$	$0,54 \pm 0,04$
	Prosjek	$0,52 \pm 0,04$ ab	$0,52 \pm 0,03$ b	$0,52 \pm 0,04$ ab	$0,54 \pm 0,03$ a
TR_0/DI_0	1.	$4,67 \pm 0,23$	$4,55 \pm 0,21$	$4,31 \pm 0,44$	$4,44 \pm 0,27$
	2.	$4,86 \pm 0,21$	$5,14 \pm 0,17$	$4,74 \pm 0,20$	$4,77 \pm 0,21$
	3.	$4,84 \pm 0,13$	$4,93 \pm 0,29$	$4,82 \pm 0,17$	$4,67 \pm 0,27$
	Prosjek	$4,79 \pm 0,21$ a	$4,87 \pm 0,33$ a	$4,62 \pm 0,37$ b	$4,63 \pm 0,28$ b

ET₀/(TR₀-ET₀)	1.	1,20 ± 0,10	1,06 ± 0,12	1,12 ± 0,13	0,94 ± 0,13
	2.	1,22 ± 0,10	1,24 ± 0,10	1,14 ± 0,10	1,06 ± 0,09
	3.	1,33 ± 0,11	1,13 ± 0,11	1,32 ± 0,11	0,96 ± 0,10
	Prosjek	1,25 ± 0,12 a	1,14 ± 0,13 b	1,19 ± 0,14 ab	0,99 ± 0,12 c

V_J - varijabilna fluorescencija na J stupnju, V_I - varijabilna fluorescencija na I stupnju, F_v/F_m – maksimalni kvantni prinos fotosustava II, RC/CS₀ – gustoća aktivnih reakcijskih središta, ABS/RC – apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu, TR₀/RC – protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu, ET₀/RC – prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu, DI₀/RC – rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu, PI_{ABS} – indeks fotosintetske učinkovitosti, RC/ABS – omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila, TR₀/DI₀ – omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije, ET₀/(TR₀-ET₀) – prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A.

Tablica 27. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametara fotosintetske učinkovitosti genotipova OS-211 i Korana u kontroli i tretmanu suše sve dane mjerenja i prosjek mjerenja u fazi početka formiranja mahuna (2. faza) 2013. godine izražene u relativnim jedinicama. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu (p < 0,05).

2013.					
Fotosintetski parametar	Dan mjerenja	2. faza			
		OS-211		KORANA	
		Kontrola	Suša	Kontrola	Suša
V _J	1.	0,47 ± 0,04	0,46 ± 0,04	0,45 ± 0,03	0,43 ± 0,03
	2.	0,43 ± 0,02	0,42 ± 0,03	0,45 ± 0,03	0,43 ± 0,02
	3.	0,41 ± 0,01	0,41 ± 0,01	0,44 ± 0,02	0,42 ± 0,02
	4.	0,40 ± 0,02	0,45 ± 0,02	0,41 ± 0,01	0,43 ± 0,02
	5.	0,40 ± 0,01	0,45 ± 0,01	0,44 ± 0,02	0,45 ± 0,02
	Prosjek	0,42 ± 0,03 b	0,44 ± 0,03 a	0,44 ± 0,03 a	0,43 ± 0,02 ab
V _I	1.	0,69 ± 0,03	0,68 ± 0,06	0,67 ± 0,02	0,64 ± 0,02
	2.	0,71 ± 0,05	0,67 ± 0,06	0,67 ± 0,05	0,68 ± 0,03
	3.	0,66 ± 0,02	0,75 ± 0,02	0,65 ± 0,02	0,72 ± 0,03
	4.	0,68 ± 0,02	0,81 ± 0,03	0,65 ± 0,01	0,77 ± 0,03
	5.	0,69 ± 0,03	0,81 ± 0,02	0,69 ± 0,02	0,79 ± 0,03
	Prosjek	0,68 ± 0,04 c	0,74 ± 0,07 a	0,66 ± 0,03 d	0,72 ± 0,06 b
F _v /F _m	1.	0,827 ± 0,005	0,826 ± 0,007	0,824 ± 0,007	0,825 ± 0,006
	2.	0,835 ± 0,003	0,839 ± 0,006	0,828 ± 0,004	0,836 ± 0,004
	3.	0,836 ± 0,003	0,841 ± 0,004	0,830 ± 0,004	0,834 ± 0,003
	4.	0,845 ± 0,003	0,839 ± 0,008	0,841 ± 0,002	0,836 ± 0,005
	5.	0,840 ± 0,003	0,842 ± 0,007	0,840 ± 0,002	0,835 ± 0,006
	Prosjek	0,837 ± 0,007 a	0,837 ± 0,009 a	0,832 ± 0,008 b	0,833 ± 0,006 b
	1.	255,52 ± 10,44	249,11 ± 10,86	263,18 ± 11,65	250,24 ± 13,24
	2.	269,63 ± 18,28	273,11 ± 24,59	288,89 ± 20,54	276,23 ± 24,35

RC/CS ₀	3.	271,66 ± 11,64	239,70 ± 11,17	290,18 ± 20,30	250,79 ± 11,48
	4.	274,00 ± 11,29	236,49 ± 12,54	278,56 ± 17,60	241,71 ± 14,65
	5.	316,95 ± 15,89	254,95 ± 5,20	318,18 ± 21,48	247,29 ± 10,51
	Prosjek	277,55 ± 24,81 b	250,67 ± 19,09 c	287,8 ± 25,58 a	253,25 ± 19,32 c
ABS/RC	1.	1,75 ± 0,10	1,82 ± 0,10	1,72 ± 0,06	1,73 ± 0,09
	2.	1,75 ± 0,10	1,71 ± 0,11	1,62 ± 0,08	1,68 ± 0,10
	3.	1,79 ± 0,11	2,01 ± 0,07	1,66 ± 0,12	1,95 ± 0,07
	4.	1,73 ± 0,05	2,13 ± 0,08	1,66 ± 0,08	2,04 ± 0,10
	5.	1,56 ± 0,08	1,98 ± 0,05	1,55 ± 0,08	2,01 ± 0,07
	Prosjek	1,72 ± 0,12 b	1,93 ± 0,17 a	1,64 ± 0,10 c	1,88 ± 0,17 a
TR ₀ /RC	1.	1,45 ± 0,08	1,50 ± 0,09	1,42 ± 0,05	1,43 ± 0,07
	2.	1,46 ± 0,09	1,44 ± 0,09	1,34 ± 0,07	1,40 ± 0,09
	3.	1,50 ± 0,09	1,69 ± 0,06	1,37 ± 0,10	1,62 ± 0,06
	4.	1,46 ± 0,04	1,79 ± 0,06	1,40 ± 0,07	1,70 ± 0,08
	5.	1,31 ± 0,07	1,67 ± 0,04	1,30 ± 0,07	1,68 ± 0,06
	Prosjek	1,44 ± 0,10 c	1,62 ± 0,15 a	1,37 ± 0,08 d	1,57 ± 0,15 b
ET ₀ /RC	1.	0,77 ± 0,07	0,81 ± 0,05	0,78 ± 0,06	0,82 ± 0,05
	2.	0,83 ± 0,06	0,84 ± 0,07	0,74 ± 0,06	0,80 ± 0,05
	3.	0,88 ± 0,06	1,00 ± 0,05	0,76 ± 0,06	0,93 ± 0,04
	4.	0,88 ± 0,04	0,99 ± 0,05	0,83 ± 0,05	0,98 ± 0,06
	5.	0,78 ± 0,05	0,91 ± 0,03	0,73 ± 0,04	0,93 ± 0,03
	Prosjek	0,83 ± 0,07 b	0,91 ± 0,09 a	0,77 ± 0,06 c	0,89 ± 0,08 a
DI ₀ /RC	1.	0,30 ± 0,02	0,32 ± 0,02	0,30 ± 0,01	0,30 ± 0,02
	2.	0,29 ± 0,02	0,28 ± 0,02	0,28 ± 0,02	0,28 ± 0,02
	3.	0,29 ± 0,02	0,32 ± 0,02	0,28 ± 0,02	0,32 ± 0,01
	4.	0,27 ± 0,01	0,34 ± 0,03	0,26 ± 0,01	0,33 ± 0,02
	5.	0,25 ± 0,01	0,31 ± 0,02	0,25 ± 0,01	0,33 ± 0,01
	Prosjek	0,28 ± 0,02 b	0,31 ± 0,03 a	0,28 ± 0,02 b	0,31 ± 0,03 a
PI _{ABS}	1.	3,18 ± 0,70	3,17 ± 0,66	3,37 ± 0,48	3,66 ± 0,56
	2.	3,84 ± 0,34	4,32 ± 0,61	3,68 ± 0,48	4,08 ± 0,62
	3.	4,07 ± 0,23	3,84 ± 0,26	3,70 ± 0,39	3,52 ± 0,27
	4.	4,80 ± 0,38	3,05 ± 0,33	4,56 ± 0,20	3,38 ± 0,32
	5.	4,98 ± 0,23	3,28 ± 0,23	4,29 ± 0,41	3,12 ± 0,29
	Prosjek	4,17 ± 0,77 a	3,53 ± 0,65 c	3,92 ± 0,59 b	3,55 ± 0,53 c
RC/ABS	1.	0,57 ± 0,03	0,55 ± 0,03	0,58 ± 0,02	0,58 ± 0,03
	2.	0,57 ± 0,03	0,59 ± 0,04	0,62 ± 0,03	0,60 ± 0,04
	3.	0,56 ± 0,03	0,50 ± 0,02	0,61 ± 0,04	0,51 ± 0,02
	4.	0,58 ± 0,02	0,47 ± 0,02	0,60 ± 0,03	0,49 ± 0,02
	5.	0,64 ± 0,03	0,51 ± 0,01	0,65 ± 0,04	0,50 ± 0,02
	Prosjek	0,58 ± 0,04 b	0,52 ± 0,05 c	0,61 ± 0,04 a	0,54 ± 0,05 c
TR ₀ /DI ₀	1.	4,79 ± 0,16	4,76 ± 0,22	4,70 ± 0,21	4,71 ± 0,21
	2.	5,08 ± 0,11	5,22 ± 0,24	4,80 ± 0,14	5,10 ± 0,14
	3.	5,08 ± 0,09	5,30 ± 0,17	4,87 ± 0,13	5,02 ± 0,10
	4.	5,43 ± 0,11	5,23 ± 0,29	5,28 ± 0,08	5,10 ± 0,19
	5.	5,26 ± 0,13	5,33 ± 0,29	5,23 ± 0,10	5,07 ± 0,23

	Prosjek	5,13 ± 0,25 a	5,17 ± 0,32 a	4,98 ± 0,27 b	5,00 ± 0,23 b
ET₀/(TR₀-ET₀)	1.	1,15 ± 0,20	1,20 ± 0,20	1,22 ± 0,14	1,34 ± 0,15
	2.	1,32 ± 0,10	1,41 ± 0,16	1,24 ± 0,15	1,34 ± 0,14
	3.	1,43 ± 0,05	1,45 ± 0,09	1,25 ± 0,08	1,36 ± 0,09
	4.	1,53 ± 0,10	1,24 ± 0,11	1,44 ± 0,05	1,35 ± 0,12
	5.	1,48 ± 0,06	1,22 ± 0,05	1,27 ± 0,09	1,24 ± 0,10
	Prosjek	1,38 ± 0,18 a	1,30 ± 0,16 b	1,28 ± 0,13 b	1,33 ± 0,13 b

V_J - varijabilna fluorescencija na J stupnju, V_I - varijabilna fluorescencija na I stupnju, F_v/F_m – maksimalni kvantni prinos fotosustava II, RC/CS₀ – gustoća aktivnih reakcijskih središta, ABS/RC – apsorbicija po aktivnom reakcijskom središtu, TR₀/RC – protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu, ET₀/RC – prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu, DI₀/RC – rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu, PI_{ABS} – indeks fotosintetske učinkovitosti, RC/ABS – omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila, TR₀/DI₀ – omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije, ET₀/(TR₀-ET₀) – prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A.

Tablica 28. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametara fotosintetske učinkovitosti genotipova OS-211 i Korana u kontroli i tretmanu suše sve dane mjerenja i prosjek mjerenja u fazi punog razvoja (nalijevanja) sjemena (3. faza) 2013. godine izražene u relativnim jedinicama. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu (p < 0,05).

2013.					
Fotosintetski parametar	Dan mjerenja	3. faza			
		OS-211		KORANA	
		Kontrola	Suša	Kontrola	Suša
V _J	1.	0,48 ± 0,03	0,54 ± 0,04	0,65 ± 0,04	0,68 ± 0,04
	2.	0,50 ± 0,03	0,54 ± 0,02	0,60 ± 0,03	0,67 ± 0,03
	3.	0,46 ± 0,01	0,53 ± 0,02	0,53 ± 0,02	0,62 ± 0,03
	4.	0,53 ± 0,03	0,59 ± 0,02	0,59 ± 0,02	0,63 ± 0,03
	5.	0,52 ± 0,03	0,60 ± 0,03	0,61 ± 0,02	0,74 ± 0,04
	Prosjek	0,50 ± 0,03 d	0,56 ± 0,04 c	0,60 ± 0,05 b	0,67 ± 0,06 a
V _I	1.	0,74 ± 0,03	0,78 ± 0,04	0,81 ± 0,03	0,81 ± 0,03
	2.	0,76 ± 0,03	0,80 ± 0,01	0,82 ± 0,02	0,85 ± 0,02
	3.	0,75 ± 0,01	0,81 ± 0,02	0,80 ± 0,01	0,84 ± 0,02
	4.	0,80 ± 0,02	0,86 ± 0,03	0,83 ± 0,02	0,85 ± 0,01
	5.	0,79 ± 0,02	0,87 ± 0,03	0,84 ± 0,03	0,90 ± 0,02
	Prosjek	0,77 ± 0,03 c	0,82 ± 0,04 b	0,82 ± 0,03 b	0,85 ± 0,04 a
F _v /F _m	1.	0,835 ± 0,008	0,825 ± 0,011	0,794 ± 0,016	0,778 ± 0,015
	2.	0,835 ± 0,005	0,832 ± 0,004	0,820 ± 0,006	0,804 ± 0,014
	3.	0,841 ± 0,003	0,835 ± 0,006	0,831 ± 0,011	0,822 ± 0,010
	4.	0,834 ± 0,005	0,834 ± 0,008	0,825 ± 0,013	0,822 ± 0,013
	5.	0,834 ± 0,008	0,828 ± 0,008	0,821 ± 0,011	0,763 ± 0,023
	Prosjek	0,836 ± 0,007	0,831 ± 0,008	0,818 ± 0,017	0,798 ± 0,028

		a	a	b	c
RC/CS₀	1.	183,85 ± 5,24	182,50 ± 8,83	162,69 ± 13,59	165,60 ± 17,64
	2.	185,51 ± 8,58	184,65 ± 9,03	160,49 ± 13,06	158,46 ± 15,49
	3.	179,43 ± 5,47	175,61 ± 10,18	152,54 ± 9,24	142,61 ± 16,95
	4.	205,22 ± 8,46	188,06 ± 10,27	172,78 ± 18,20	156,22 ± 12,31
	5.	183,62 ± 6,50	156,36 ± 18,10	153,08 ± 16,56	119,59 ± 19,93
	Prosjek	187,53 ± 11,37	177,44 ± 16,11	160,31 ± 15,83	148,50 ± 22,97
ABS/RC		a	b	c	d
	1.	2,47 ± 0,11	2,62 ± 0,10	2,94 ± 0,17	3,02 ± 0,17
	2.	2,41 ± 0,10	2,47 ± 0,07	2,70 ± 0,12	2,86 ± 0,13
	3.	2,51 ± 0,08	2,65 ± 0,10	2,78 ± 0,10	2,93 ± 0,17
	4.	2,37 ± 0,11	2,68 ± 0,09	2,64 ± 0,23	2,78 ± 0,13
	5.	2,45 ± 0,09	2,89 ± 0,14	2,80 ± 0,20	3,33 ± 0,19
Prosjek	2,44 ± 0,10 d	2,66 ± 0,17 c	2,77 ± 0,19 b	2,98 ± 0,25 a	
TR₀/RC	1.	2,06 ± 0,08	2,16 ± 0,07	2,33 ± 0,13	2,35 ± 0,12
	2.	2,01 ± 0,08	2,06 ± 0,06	2,21 ± 0,10	2,30 ± 0,10
	3.	2,11 ± 0,06	2,21 ± 0,08	2,31 ± 0,06	2,40 ± 0,12
	4.	1,98 ± 0,08	2,24 ± 0,08	2,17 ± 0,17	2,28 ± 0,10
	5.	2,05 ± 0,06	2,40 ± 0,11	2,30 ± 0,16	2,53 ± 0,09
	Prosjek	2,04 ± 0,08 d	2,21 ± 0,14 c	2,26 ± 0,14 b	2,37 ± 0,14 a
ET₀/RC	1.	1,07 ± 0,06	1,00 ± 0,07	0,81 ± 0,10	0,76 ± 0,11
	2.	1,00 ± 0,05	0,95 ± 0,04	0,89 ± 0,07	0,76 ± 0,08
	3.	1,13 ± 0,03	1,03 ± 0,03	1,09 ± 0,05	0,92 ± 0,09
	4.	0,92 ± 0,05	0,92 ± 0,03	0,88 ± 0,05	0,84 ± 0,08
	5.	0,98 ± 0,05	0,95 ± 0,05	0,90 ± 0,07	0,66 ± 0,09
	Prosjek	1,02 ± 0,09 a	0,97 ± 0,06 b	0,91 ± 0,12 c	0,79 ± 0,13 d
DI₀/RC	1.	0,41 ± 0,03	0,46 ± 0,04	0,61 ± 0,07	0,67 ± 0,07
	2.	0,40 ± 0,02	0,41 ± 0,01	0,49 ± 0,03	0,56 ± 0,05
	3.	0,40 ± 0,02	0,44 ± 0,03	0,47 ± 0,04	0,52 ± 0,06
	4.	0,39 ± 0,03	0,44 ± 0,03	0,46 ± 0,07	0,49 ± 0,05
	5.	0,41 ± 0,03	0,50 ± 0,04	0,50 ± 0,05	0,79 ± 0,12
	Prosjek	0,40 ± 0,03 d	0,45 ± 0,04 c	0,51 ± 0,07 b	0,61 ± 0,13 a
PI_{ABS}	1.	2,24 ± 0,35	1,59 ± 0,35	0,72 ± 0,18	0,56 ± 0,12
	2.	2,12 ± 0,32	1,71 ± 0,13	1,14 ± 0,18	0,72 ± 0,13
	3.	2,45 ± 0,25	1,69 ± 0,23	1,60 ± 0,23	1,01 ± 0,22
	4.	1,89 ± 0,30	1,33 ± 0,20	1,26 ± 0,27	1,00 ± 0,22
	5.	1,92 ± 0,33	1,11 ± 0,15	1,09 ± 0,23	0,35 ± 0,09
	Prosjek	2,12 ± 0,37 a	1,48 ± 0,32 b	1,16 ± 0,36 c	0,73 ± 0,30 d
RC/ABS	1.	0,41 ± 0,02	0,38 ± 0,02	0,34 ± 0,02	0,33 ± 0,02
	2.	0,42 ± 0,02	0,40 ± 0,01	0,37 ± 0,02	0,35 ± 0,02
	3.	0,40 ± 0,01	0,38 ± 0,01	0,36 ± 0,01	0,34 ± 0,02
	4.	0,42 ± 0,02	0,37 ± 0,01	0,38 ± 0,03	0,36 ± 0,02
	5.	0,41 ± 0,01	0,35 ± 0,02	0,36 ± 0,03	0,30 ± 0,02
	Prosjek	0,41 ± 0,02 a	0,38 ± 0,02 b	0,36 ± 0,03 c	0,34 ± 0,03 d
	1.	5,06 ± 0,29	4,75 ± 0,38	3,88 ± 0,37	3,53 ± 0,32
	2.	5,07 ± 0,18	4,97 ± 0,15	4,55 ± 0,18	4,13 ± 0,34

TR₀/DI₀	3.	5,29 ± 0,13	5,06 ± 0,21	4,96 ± 0,41	4,64 ± 0,32
	4.	5,03 ± 0,18	5,05 ± 0,28	4,72 ± 0,39	4,66 ± 0,38
	5.	5,03 ± 0,30	4,83 ± 0,29	4,61 ± 0,34	3,26 ± 0,39
	Prosjek	5,10 ± 0,24 a	4,93 ± 0,29 a	4,55 ± 0,50 b	4,05 ± 0,67 c
ET₀/(TR₀-ET₀)	1.	1,09 ± 0,12	0,87 ± 0,13	0,54 ± 0,09	0,48 ± 0,08
	2.	1,00 ± 0,10	0,85 ± 0,05	0,68 ± 0,09	0,50 ± 0,07
	3.	1,16 ± 0,07	0,88 ± 0,08	0,89 ± 0,08	0,63 ± 0,09
	4.	0,88 ± 0,09	0,70 ± 0,07	0,69 ± 0,06	0,59 ± 0,08
	5.	0,93 ± 0,09	0,66 ± 0,08	0,65 ± 0,07	0,35 ± 0,07
	Prosjek	1,01 ± 0,14 a	0,79 ± 0,12 b	0,69 ± 0,14 c	0,51 ± 0,12 d

V_J - varijabilna fluorescencija na J stupnju, V_I - varijabilna fluorescencija na I stupnju, F_v/F_m – maksimalni kvantni prinos fotosustava II, RC/CS₀ – gustoća aktivnih reakcijskih središta, ABS/RC – apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu, TR₀/RC – protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu, ET₀/RC – prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu, DI₀/RC – rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu, PI_{ABS} – indeks fotosintetske učinkovitosti, RC/ABS – omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila, TR₀/DI₀ – omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije, ET₀/(TR₀-ET₀) – prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A.

Tablica 29. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametara fotosintetske učinkovitosti genotipova OS-211 i Korana u kontroli i tretmanu suše sve dane mjerenja i prosjek mjerenja u fazi početka cvatnje (1. faza) 2014. godine izražene u relativnim jedinicama. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu ($p < 0,05$).

2014.					
Fotosintetski parametar	Dan mjerenja	1. faza			
		OS-211		KORANA	
		Kontrola	Suša	Kontrola	Suša
V _J	1.	0,44 ± 0,02	0,36 ± 0,02	0,46 ± 0,03	0,42 ± 0,03
	2.	0,44 ± 0,02	0,37 ± 0,01	0,45 ± 0,02	0,42 ± 0,02
	3.	0,39 ± 0,01	0,40 ± 0,01	0,44 ± 0,02	0,43 ± 0,01
	4.	0,38 ± 0,01	0,44 ± 0,02	0,41 ± 0,01	0,44 ± 0,03
	5.	0,41 ± 0,02	0,40 ± 0,02	0,44 ± 0,03	0,43 ± 0,03
	Prosjek	0,41 ± 0,03 c	0,39 ± 0,03 d	0,44 ± 0,03 a	0,43 ± 0,02 b
V _I	1.	0,68 ± 0,02	0,63 ± 0,03	0,72 ± 0,01	0,70 ± 0,02
	2.	0,70 ± 0,01	0,67 ± 0,01	0,72 ± 0,01	0,71 ± 0,01
	3.	0,68 ± 0,02	0,72 ± 0,01	0,72 ± 0,01	0,74 ± 0,01
	4.	0,62 ± 0,02	0,71 ± 0,02	0,67 ± 0,01	0,70 ± 0,01
	5.	0,64 ± 0,03	0,70 ± 0,03	0,68 ± 0,03	0,70 ± 0,02
	Prosjek	0,66 ± 0,03 c	0,68 ± 0,04 b	0,70 ± 0,03 a	0,71 ± 0,02 a
F _v /F _m	1.	0,831 ± 0,006	0,847 ± 0,004	0,816 ± 0,014	0,813 ± 0,022
	2.	0,839 ± 0,003	0,851 ± 0,003	0,832 ± 0,010	0,840 ± 0,009
	3.	0,849 ± 0,002	0,857 ± 0,002	0,844 ± 0,006	0,856 ± 0,003

	4.	0,841 ± 0,003	0,846 ± 0,004	0,831 ± 0,007	0,837 ± 0,011
	5.	0,833 ± 0,007	0,846 ± 0,009	0,807 ± 0,019	0,833 ± 0,013
	Prosjek	0,838 ± 0,008 b	0,849 ± 0,006 a	0,826 ± 0,018 c	0,836 ± 0,019 b
RC/CS₀	1.	243,92 ± 9,55	235,39 ± 10,18	216,02 ± 8,70	213,28 ± 8,00
	2.	266,18 ± 14,88	273,32 ± 7,39	248,12 ± 7,50	248,96 ± 8,75
	3.	307,69 ± 18,05	315,44 ± 8,99	280,15 ± 14,72	302,89 ± 9,70
	4.	292,84 ± 15,73	286,17 ± 8,86	274,04 ± 11,65	277,87 ± 10,70
	5.	301,97 ± 16,31	264,33 ± 14,26	269,69 ± 12,71	267,19 ± 8,63
	Prosjek	282,52 ± 28,31 a	274,93 ± 28,22 b	257,61 ± 26,05 c	262,04 ± 31,46 c
ABS/RC	1.	1,73 ± 0,08	1,69 ± 0,09	2,01 ± 0,08	2,06 ± 0,14
	2.	1,70 ± 0,09	1,57 ± 0,05	1,82 ± 0,04	1,84 ± 0,06
	3.	1,63 ± 0,07	1,57 ± 0,06	1,85 ± 0,06	1,69 ± 0,06
	4.	1,60 ± 0,08	1,68 ± 0,05	1,71 ± 0,07	1,78 ± 0,12
	5.	1,58 ± 0,08	1,76 ± 0,07	1,83 ± 0,09	1,83 ± 0,07
	Prosjek	1,65 ± 0,09 b	1,65 ± 0,10 b	1,84 ± 0,12 a	1,84 ± 0,16 a
TR₀/RC	1.	1,44 ± 0,07	1,43 ± 0,07	1,64 ± 0,07	1,68 ± 0,08
	2.	1,43 ± 0,07	1,33 ± 0,04	1,52 ± 0,04	1,54 ± 0,04
	3.	1,38 ± 0,06	1,34 ± 0,05	1,56 ± 0,06	1,44 ± 0,06
	4.	1,34 ± 0,07	1,42 ± 0,04	1,42 ± 0,06	1,49 ± 0,09
	5.	1,32 ± 0,07	1,49 ± 0,06	1,47 ± 0,05	1,53 ± 0,06
	Prosjek	1,38 ± 0,08 b	1,40 ± 0,08 b	1,52 ± 0,09 a	1,53 ± 0,10 a
ET₀/RC	1.	0,80 ± 0,05	0,91 ± 0,06	0,88 ± 0,06	0,97 ± 0,06
	2.	0,80 ± 0,05	0,83 ± 0,02	0,84 ± 0,03	0,89 ± 0,04
	3.	0,84 ± 0,04	0,81 ± 0,03	0,88 ± 0,05	0,83 ± 0,04
	4.	0,83 ± 0,05	0,80 ± 0,03	0,84 ± 0,04	0,84 ± 0,07
	5.	0,78 ± 0,05	0,89 ± 0,05	0,82 ± 0,06	0,87 ± 0,06
	Prosjek	0,81 ± 0,05 c	0,85 ± 0,06 b	0,85 ± 0,05 b	0,88 ± 0,07 a
DI₀/RC	1.	0,29 ± 0,01	0,26 ± 0,02	0,37 ± 0,03	0,39 ± 0,07
	2.	0,27 ± 0,01	0,23 ± 0,01	0,31 ± 0,02	0,29 ± 0,02
	3.	0,25 ± 0,01	0,22 ± 0,01	0,29 ± 0,01	0,24 ± 0,01
	4.	0,25 ± 0,01	0,26 ± 0,01	0,29 ± 0,02	0,29 ± 0,03
	5.	0,26 ± 0,02	0,27 ± 0,02	0,35 ± 0,05	0,31 ± 0,03
	Prosjek	0,27 ± 0,02 c	0,25 ± 0,02 d	0,32 ± 0,04 a	0,30 ± 0,06 b
PI_{ABS}	1.	3,60 ± 0,26	5,83 ± 0,29	2,59 ± 0,45	3,04 ± 0,79
	2.	3,95 ± 0,34	6,10 ± 0,44	3,37 ± 0,45	3,92 ± 0,38
	3.	5,31 ± 0,38	5,82 ± 0,48	3,81 ± 0,39	4,73 ± 0,27
	4.	5,40 ± 0,32	4,23 ± 0,31	4,17 ± 0,37	3,76 ± 0,52
	5.	4,61 ± 0,44	4,64 ± 0,47	2,95 ± 0,66	3,66 ± 0,44
	Prosjek	4,57 ± 0,80 b	5,33 ± 0,85 a	3,38 ± 0,74 d	3,82 ± 0,74 c
RC/ABS	1.	0,58 ± 0,03	0,59 ± 0,03	0,50 ± 0,02	0,49 ± 0,03
	2.	0,59 ± 0,03	0,64 ± 0,02	0,55 ± 0,01	0,55 ± 0,02
	3.	0,61 ± 0,03	0,64 ± 0,02	0,54 ± 0,02	0,59 ± 0,02
	4.	0,63 ± 0,03	0,60 ± 0,02	0,59 ± 0,02	0,57 ± 0,04
	5.	0,63 ± 0,03	0,57 ± 0,02	0,55 ± 0,03	0,55 ± 0,02

	Prosjek	0,61 ± 0,03 a	0,61 ± 0,04 a	0,54 ± 0,03 b	0,55 ± 0,04 b
TR₀/DI₀	1.	4,93 ± 0,20	5,56 ± 0,19	4,46 ± 0,40	4,42 ± 0,60
	2.	5,20 ± 0,13	5,69 ± 0,12	4,98 ± 0,34	5,26 ± 0,35
	3.	5,61 ± 0,09	5,98 ± 0,09	5,42 ± 0,26	5,95 ± 0,14
	4.	5,28 ± 0,11	5,50 ± 0,17	4,94 ± 0,25	5,15 ± 0,41
	5.	4,99 ± 0,26	5,50 ± 0,35	4,21 ± 0,48	5,01 ± 0,46
	Prosjek	5,20 ± 0,30 b	5,64 ± 0,27 a	4,80 ± 0,55 c	5,16 ± 0,64 b
ET₀/(TR₀-ET₀)	1.	1,26 ± 0,08	1,78 ± 0,14	1,16 ± 0,12	1,38 ± 0,15
	2.	1,29 ± 0,08	1,68 ± 0,09	1,23 ± 0,09	1,37 ± 0,09
	3.	1,54 ± 0,09	1,52 ± 0,09	1,30 ± 0,08	1,34 ± 0,08
	4.	1,63 ± 0,07	1,29 ± 0,08	1,44 ± 0,08	1,29 ± 0,15
	5.	1,46 ± 0,13	1,49 ± 0,13	1,27 ± 0,16	1,34 ± 0,15
	Prosjek	1,44 ± 0,17 b	1,55 ± 0,20 a	1,28 ± 0,14 d	1,35 ± 0,13 c

V_J - varijabilna fluorescencija na J stupnju, V_I - varijabilna fluorescencija na I stupnju, F_v/F_m – maksimalni kvantni prinos fotosustava II, RC/CS₀ – gustoća aktivnih reakcijskih središta, ABS/RC – apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu, TR₀/RC – protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu, ET₀/RC – prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu, DI₀/RC – rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu, PI_{ABS} – indeks fotosintetske učinkovitosti, RC/ABS – omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila, TR₀/DI₀ – omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije, ET₀/(TR₀-ET₀) – prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A.

Tablica 30. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametara fotosintetske učinkovitosti genotipova OS-211 i Korana u kontroli i tretmanu suše sve dane mjerenja i prosjek mjerenja u fazi početka formiranja mahuna (2. faza) 2014. godine izražene u relativnim jedinicama. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu (p < 0,05).

2014.					
Fotosintetski parametar	Dan mjerenja	2. faza			
		OS-211		KORANA	
		Kontrola	Suša	Kontrola	Suša
V _J	1.	0,36 ± 0,01	0,35 ± 0,01	0,36 ± 0,01	0,35 ± 0,01
	2.	0,36 ± 0,01	0,37 ± 0,01	0,36 ± 0,01	0,36 ± 0,01
	3.	0,36 ± 0,01	0,39 ± 0,02	0,36 ± 0,01	0,36 ± 0,01
	4.	0,36 ± 0,01	0,42 ± 0,01	0,35 ± 0,01	0,40 ± 0,01
	5.	0,36 ± 0,01	0,45 ± 0,02	0,36 ± 0,01	0,44 ± 0,01
	Prosjek	0,36 ± 0,01 c	0,40 ± 0,04 a	0,36 ± 0,01 c	0,38 ± 0,04 b
V _I	1.	0,64 ± 0,01	0,67 ± 0,02	0,64 ± 0,02	0,65 ± 0,02
	2.	0,63 ± 0,01	0,70 ± 0,02	0,62 ± 0,02	0,65 ± 0,02
	3.	0,63 ± 0,02	0,72 ± 0,02	0,61 ± 0,01	0,67 ± 0,02
	4.	0,65 ± 0,01	0,78 ± 0,02	0,63 ± 0,01	0,75 ± 0,02
	5.	0,67 ± 0,02	0,79 ± 0,02	0,66 ± 0,02	0,78 ± 0,02
	Prosjek	0,64 ± 0,04 b	0,73 ± 0,04 a	0,63 ± 0,04 c	0,70 ± 0,04 a

F_v/F_m	1.	0,851 ± 0,002	0,849 ± 0,003	0,853 ± 0,002	0,853 ± 0,003
	2.	0,849 ± 0,003	0,855 ± 0,003	0,850 ± 0,002	0,851 ± 0,003
	3.	0,850 ± 0,002	0,852 ± 0,004	0,851 ± 0,002	0,850 ± 0,004
	4.	0,850 ± 0,002	0,846 ± 0,004	0,852 ± 0,002	0,841 ± 0,006
	5.	0,853 ± 0,002	0,841 ± 0,006	0,855 ± 0,002	0,837 ± 0,005
	Prosjek	0,850 ± 0,003 b	0,849 ± 0,006 c	0,852 ± 0,003 a	0,847 ± 0,008 d
RC/CS_0	1.	318,80 ± 12,04	313,05 ± 13,65	335,51 ± 12,01	311,01 ± 11,46
	2.	334,83 ± 13,44	328,52 ± 10,37	337,74 ± 11,20	324,18 ± 12,45
	3.	325,05 ± 12,60	312,64 ± 15,02	337,52 ± 12,21	322,83 ± 13,18
	4.	322,88 ± 12,57	296,06 ± 12,90	332,75 ± 10,88	283,54 ± 12,28
	5.	303,61 ± 11,19	261,51 ± 9,84	309,57 ± 13,62	256,09 ± 9,41
	Prosjek	321,03 ± 15,86 b	302,36 ± 26,04 c	330,62 ± 15,91 a	299,53 ± 28,75 c
ABS/RC	1.	1,48 ± 0,07	1,50 ± 0,05	1,37 ± 0,05	1,50 ± 0,05
	2.	1,50 ± 0,06	1,57 ± 0,07	1,46 ± 0,06	1,52 ± 0,06
	3.	1,54 ± 0,07	1,65 ± 0,07	1,44 ± 0,05	1,57 ± 0,06
	4.	1,45 ± 0,06	1,68 ± 0,05	1,36 ± 0,03	1,76 ± 0,08
	5.	1,41 ± 0,06	1,79 ± 0,08	1,35 ± 0,05	1,83 ± 0,09
	Prosjek	1,48 ± 0,08 b	1,64 ± 0,12 a	1,40 ± 0,07 c	1,64 ± 0,15 a
TR_0/RC	1.	1,26 ± 0,06	1,28 ± 0,04	1,16 ± 0,04	1,28 ± 0,05
	2.	1,27 ± 0,05	1,34 ± 0,06	1,24 ± 0,05	1,30 ± 0,05
	3.	1,31 ± 0,06	1,41 ± 0,06	1,23 ± 0,04	1,33 ± 0,05
	4.	1,23 ± 0,05	1,42 ± 0,05	1,16 ± 0,03	1,48 ± 0,06
	5.	1,20 ± 0,05	1,51 ± 0,06	1,15 ± 0,04	1,53 ± 0,07
	Prosjek	1,26 ± 0,07 b	1,39 ± 0,10 a	1,19 ± 0,06 c	1,39 ± 0,12 a
ET_0/RC	1.	0,81 ± 0,04	0,83 ± 0,02	0,75 ± 0,03	0,84 ± 0,03
	2.	0,82 ± 0,03	0,84 ± 0,04	0,79 ± 0,03	0,83 ± 0,03
	3.	0,84 ± 0,03	0,86 ± 0,04	0,79 ± 0,03	0,86 ± 0,03
	4.	0,79 ± 0,02	0,82 ± 0,02	0,75 ± 0,02	0,89 ± 0,02
	5.	0,77 ± 0,03	0,83 ± 0,03	0,74 ± 0,03	0,86 ± 0,03
	Prosjek	0,81 ± 0,04 c	0,84 ± 0,03 b	0,76 ± 0,03 d	0,85 ± 0,04 a
DI_0/RC	1.	0,22 ± 0,01	0,23 ± 0,01	0,20 ± 0,01	0,22 ± 0,01
	2.	0,23 ± 0,01	0,23 ± 0,01	0,22 ± 0,01	0,23 ± 0,01
	3.	0,23 ± 0,01	0,24 ± 0,01	0,22 ± 0,01	0,24 ± 0,01
	4.	0,22 ± 0,01	0,26 ± 0,01	0,20 ± 0,01	0,28 ± 0,02
	5.	0,21 ± 0,01	0,28 ± 0,02	0,20 ± 0,01	0,30 ± 0,02
	Prosjek	0,22 ± 0,01 b	0,25 ± 0,02 a	0,21 ± 0,01 c	0,25 ± 0,04 a
PI_{ABS}	1.	6,90 ± 0,54	6,88 ± 0,60	7,58 ± 0,39	7,37 ± 0,56
	2.	6,72 ± 0,54	6,28 ± 0,41	6,77 ± 0,50	6,78 ± 0,55
	3.	6,70 ± 0,61	5,55 ± 0,48	7,09 ± 0,31	6,50 ± 0,62
	4.	7,09 ± 0,81	4,54 ± 0,34	7,80 ± 0,29	4,54 ± 0,57
	5.	7,41 ± 0,56	3,65 ± 0,44	7,74 ± 0,46	3,57 ± 0,37
	Prosjek	6,96 ± 0,66 b	5,38 ± 1,25 d	7,40 ± 0,56 a	5,75 ± 1,55 c
	1.	0,68 ± 0,03	0,67 ± 0,02	0,73 ± 0,03	0,67 ± 0,02
	2.	0,67 ± 0,03	0,64 ± 0,03	0,69 ± 0,03	0,66 ± 0,03

RC/ABS	3.	0,65 ± 0,03	0,61 ± 0,03	0,69 ± 0,02	0,64 ± 0,03
	4.	0,69 ± 0,03	0,60 ± 0,02	0,73 ± 0,02	0,57 ± 0,03
	5.	0,71 ± 0,03	0,56 ± 0,02	0,74 ± 0,03	0,55 ± 0,03
	Prosjek	0,68 ± 0,04 b	0,61 ± 0,04 c	0,72 ± 0,03 a	0,62 ± 0,06 c
TR₀/DI₀	1.	5,70 ± 0,11	5,61 ± 0,12	5,78 ± 0,09	5,81 ± 0,14
	2.	5,61 ± 0,11	5,88 ± 0,16	5,65 ± 0,09	5,73 ± 0,15
	3.	5,67 ± 0,07	5,78 ± 0,19	5,71 ± 0,09	5,68 ± 0,18
	4.	5,65 ± 0,10	5,50 ± 0,18	5,78 ± 0,10	5,31 ± 0,25
	5.	5,79 ± 0,10	5,30 ± 0,23	5,89 ± 0,08	5,13 ± 0,18
	Prosjek	5,68 ± 0,11 b	5,61 ± 0,27 c	5,76 ± 0,12 a	5,53 ± 0,32 d
ET₀/(TR₀-ET₀)	1.	1,79 ± 0,06	1,84 ± 0,08	1,79 ± 0,06	1,90 ± 0,08
	2.	1,79 ± 0,08	1,67 ± 0,07	1,74 ± 0,09	1,80 ± 0,08
	3.	1,81 ± 0,08	1,59 ± 0,10	1,79 ± 0,06	1,79 ± 0,10
	4.	1,81 ± 0,11	1,39 ± 0,08	1,84 ± 0,05	1,50 ± 0,09
	5.	1,80 ± 0,07	1,23 ± 0,09	1,77 ± 0,08	1,27 ± 0,07
	Prosjek	1,80 ± 0,08 a	1,54 ± 0,23 c	1,79 ± 0,07 a	1,65 ± 0,25 b

V_J - varijabilna fluorescencija na J stupnju, V_I - varijabilna fluorescencija na I stupnju, F_v/F_m – maksimalni kvantni prinos fotosustava II, RC/CS₀ – gustoća aktivnih reakcijskih središta, ABS/RC – apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu, TR₀/RC – protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu, ET₀/RC – prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu, DI₀/RC – rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu, PI_{ABS} – indeks fotosintetske učinkovitosti, RC/ABS – omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila, TR₀/DI₀ – omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije, ET₀/(TR₀-ET₀) – prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A.

Tablica 31. Srednje vrijednosti i standardne devijacije parametara fotosintetske učinkovitosti genotipova OS-211 i Korana u kontroli i tretmanu suše sve dane mjerenja i prosjek mjerenja u fazi punog razvoja (nalijevanja) sjemena (3. faza) 2014. godine izražene u relativnim jedinicama. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu ($p < 0,05$).

2014.					
Fotosintetski parametar	Dan mjerenja	3. faza			
		OS-211		KORANA	
		Kontrola	Suša	Kontrola	Suša
V_J	1.	0,40 ± 0,01	0,45 ± 0,02	0,52 ± 0,03	0,48 ± 0,03
	2.	0,41 ± 0,02	0,47 ± 0,03	0,51 ± 0,04	0,54 ± 0,07
	3.	0,40 ± 0,02	0,44 ± 0,03	0,46 ± 0,03	0,46 ± 0,03
	4.	0,41 ± 0,02	0,46 ± 0,04	0,47 ± 0,04	0,50 ± 0,02
	5.	0,41 ± 0,04	0,52 ± 0,02	0,47 ± 0,03	0,55 ± 0,05
	Prosjek	0,40 ± 0,02 d	0,47 ± 0,04 c	0,49 ± 0,04 b	0,51 ± 0,05 a
V_I	1.	0,73 ± 0,04	0,78 ± 0,02	0,79 ± 0,03	0,77 ± 0,03
	2.	0,72 ± 0,04	0,79 ± 0,02	0,78 ± 0,04	0,79 ± 0,03
	3.	0,76 ± 0,03	0,81 ± 0,03	0,81 ± 0,04	0,82 ± 0,03

	4.	0,74 ± 0,03	0,82 ± 0,03	0,79 ± 0,05	0,81 ± 0,04
	5.	0,75 ± 0,05	0,86 ± 0,02	0,82 ± 0,04	0,84 ± 0,04
	Prosjek	0,74 ± 0,02 b	0,81 ± 0,05 a	0,80 ± 0,02 a	0,81 ± 0,06 a
F_v/F_m	1.	0,846 ± 0,007	0,847 ± 0,007	0,828 ± 0,012	0,844 ± 0,006
	2.	0,832 ± 0,011	0,840 ± 0,012	0,824 ± 0,011	0,822 ± 0,018
	3.	0,852 ± 0,002	0,848 ± 0,008	0,851 ± 0,006	0,848 ± 0,006
	4.	0,842 ± 0,007	0,840 ± 0,011	0,843 ± 0,007	0,838 ± 0,015
	5.	0,839 ± 0,009	0,838 ± 0,009	0,846 ± 0,013	0,832 ± 0,023
	Prosjek	0,842 ± 0,010 a	0,843 ± 0,010 a	0,838 ± 0,015 b	0,837 ± 0,017 b
RC/CS₀	1.	303,94 ± 13,48	291,99 ± 18,40	261,68 ± 18,93	263,15 ± 20,22
	2.	243,62 ± 9,32	217,26 ± 21,33	216,51 ± 12,85	204,54 ± 16,08
	3.	319,60 ± 12,51	282,44 ± 21,35	273,57 ± 25,63	256,72 ± 15,52
	4.	303,30 ± 13,06	247,16 ± 20,97	257,72 ± 18,84	235,01 ± 16,30
	5.	295,09 ± 11,62	227,55 ± 17,92	244,21 ± 18,53	207,16 ± 23,72
	Prosjek	293,11 ± 28,68 a	253,28 ± 35,54 b	250,74 ± 27,28 b	233,31 ± 30,48 c
ABS/RC	1.	1,53 ± 0,07	1,66 ± 0,09	1,85 ± 0,16	1,77 ± 0,11
	2.	1,67 ± 0,09	1,82 ± 0,12	1,94 ± 0,16	2,03 ± 0,20
	3.	1,56 ± 0,07	1,73 ± 0,10	1,78 ± 0,13	1,79 ± 0,09
	4.	1,58 ± 0,08	1,93 ± 0,17	1,79 ± 0,18	1,93 ± 0,13
	5.	1,69 ± 0,10	2,11 ± 0,13	1,93 ± 0,16	2,20 ± 0,19
	Prosjek	1,61 ± 0,10 c	1,85 ± 0,20 b	1,86 ± 0,17 b	1,94 ± 0,22 a
TR₀/RC	1.	1,30 ± 0,06	1,40 ± 0,08	1,53 ± 0,12	1,49 ± 0,09
	2.	1,39 ± 0,07	1,53 ± 0,09	1,59 ± 0,12	1,67 ± 0,14
	3.	1,33 ± 0,06	1,47 ± 0,09	1,52 ± 0,11	1,51 ± 0,08
	4.	1,33 ± 0,07	1,62 ± 0,13	1,50 ± 0,16	1,62 ± 0,11
	5.	1,42 ± 0,08	1,77 ± 0,11	1,63 ± 0,13	1,83 ± 0,13
	Prosjek	1,35 ± 0,08 c	1,56 ± 0,16 b	1,56 ± 0,14 b	1,62 ± 0,16 a
ET₀/RC	1.	0,78 ± 0,03	0,77 ± 0,03	0,73 ± 0,03	0,78 ± 0,04
	2.	0,82 ± 0,04	0,82 ± 0,04	0,78 ± 0,06	0,76 ± 0,10
	3.	0,81 ± 0,04	0,82 ± 0,04	0,81 ± 0,05	0,81 ± 0,04
	4.	0,78 ± 0,04	0,87 ± 0,11	0,79 ± 0,06	0,80 ± 0,05
	5.	0,84 ± 0,06	0,85 ± 0,05	0,87 ± 0,07	0,82 ± 0,06
	Prosjek	0,81 ± 0,05 b	0,83 ± 0,07 a	0,79 ± 0,07 b	0,80 ± 0,06 b
DI₀/RC	1.	0,24 ± 0,01	0,25 ± 0,01	0,32 ± 0,05	0,28 ± 0,02
	2.	0,28 ± 0,03	0,29 ± 0,04	0,34 ± 0,04	0,36 ± 0,07
	3.	0,23 ± 0,01	0,26 ± 0,02	0,27 ± 0,03	0,27 ± 0,02
	4.	0,25 ± 0,02	0,31 ± 0,05	0,28 ± 0,02	0,31 ± 0,04
	5.	0,27 ± 0,03	0,34 ± 0,03	0,30 ± 0,04	0,37 ± 0,08
	Prosjek	0,25 ± 0,03 c	0,29 ± 0,04 b	0,30 ± 0,05 b	0,32 ± 0,06 a
PI_{ABS}	1.	5,41 ± 0,59	4,15 ± 0,47	2,48 ± 0,65	3,41 ± 0,56
	2.	4,39 ± 0,58	3,43 ± 0,80	2,40 ± 0,61	2,18 ± 0,93
	3.	5,65 ± 0,64	4,22 ± 0,74	3,78 ± 0,81	3,65 ± 0,58
	4.	4,85 ± 0,69	3,22 ± 0,61	3,47 ± 0,79	2,71 ± 0,53
	5.	4,61 ± 0,81	2,32 ± 0,30	3,30 ± 0,62	1,98 ± 0,66

	Prosjek	4,98 ± 0,81 a	3,47 ± 0,92 b	3,09 ± 0,88 c	2,78 ± 0,93 d
RC/ABS	1.	0,65 ± 0,03	0,61 ± 0,03	0,55 ± 0,05	0,57 ± 0,04
	2.	0,60 ± 0,03	0,55 ± 0,04	0,52 ± 0,04	0,50 ± 0,05
	3.	0,64 ± 0,03	0,58 ± 0,03	0,56 ± 0,04	0,56 ± 0,03
	4.	0,63 ± 0,03	0,52 ± 0,05	0,57 ± 0,06	0,52 ± 0,03
	5.	0,59 ± 0,03	0,48 ± 0,03	0,52 ± 0,04	0,46 ± 0,04
	Prosjek	0,62 ± 0,04 a	0,55 ± 0,06 b	0,54 ± 0,05 b	0,52 ± 0,06 c
TR₀/DI₀	1.	5,52 ± 0,28	5,55 ± 0,31	4,83 ± 0,40	5,41 ± 0,23
	2.	4,99 ± 0,38	5,28 ± 0,46	4,69 ± 0,36	4,66 ± 0,56
	3.	5,74 ± 0,11	5,62 ± 0,36	5,73 ± 0,27	5,57 ± 0,27
	4.	5,32 ± 0,29	5,27 ± 0,43	5,36 ± 0,28	5,23 ± 0,57
	5.	5,24 ± 0,35	5,19 ± 0,33	5,55 ± 0,48	5,04 ± 0,71
	Prosjek	5,36 ± 0,39 ab	5,38 ± 0,41 a	5,23 ± 0,54 bc	5,18 ± 0,59 c
ET₀/(TR₀-ET₀)	1.	1,50 ± 0,09	1,24 ± 0,10	0,92 ± 0,12	1,10 ± 0,12
	2.	1,46 ± 0,10	1,16 ± 0,14	0,97 ± 0,14	0,89 ± 0,24
	3.	1,54 ± 0,13	1,29 ± 0,16	1,16 ± 0,16	1,16 ± 0,12
	4.	1,43 ± 0,11	1,17 ± 0,21	1,14 ± 0,17	0,99 ± 0,09
	5.	1,48 ± 0,23	0,94 ± 0,09	1,14 ± 0,12	0,84 ± 0,16
	Prosjek	1,48 ± 0,14 a	1,16 ± 0,19 b	1,07 ± 0,17 c	1,00 ± 0,19 d

V_J - varijabilna fluorescencija na J stupnju, V_I - varijabilna fluorescencija na I stupnju, F_v/F_m – maksimalni kvantni prinos fotosustava II, RC/CS₀ – gustoća aktivnih reakcijskih središta, ABS/RC – apsorbicija po aktivnom reakcijskom središtu, TR₀/RC – protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu, ET₀/RC – prijenos elektrona po aktivnom reakcijskom središtu, DI₀/RC – rasipanje energije po aktivnom reakcijskom središtu, PI_{ABS} – indeks fotosintetske učinkovitosti, RC/ABS – omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila, TR₀/DI₀ – omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije, ET₀/(TR₀-ET₀) – prijenos elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A.

Tablica 32. Srednje vrijednosti i standardne devijacije relativnog sadržaja vode u listu (RWC), koncentracije produkata peroksidacije lipida (TBARS) i koncentracije fotosintetskih pigmenata (Chl *a*, Chl *b*, Chl *a/b*) mjerenih na genotipovima OS-211 i Korana u kontroli i tretmanu suše sve dane mjerenja i prosjek mjerenja u fazi početka cvatnje (1. faza) 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu ($p < 0,05$).

Godina	Dan mjerenja	1. faza			
		OS-211		KORANA	
		Kontrola	Suša	Kontrola	Suša
RWC (%)					
2013.	1.	72,20 ± 8,59	69,77 ± 5,66	79,98 ± 7,13	75,18 ± 1,91
	2.	81,64 ± 4,54	68,59 ± 3,31	84,52 ± 7,91	68,39 ± 4,35
	3.	73,89 ± 4,70	57,47 ± 7,56	72,23 ± 8,13	62,85 ± 7,72
	Prosjek	75,91 ± 7,17 a	65,28 ± 7,84 b	78,91 ± 8,88 a	68,80 ± 7,12 b
	1.	80,75 ± 11,04	75,40 ± 4,20	84,40 ± 8,93	84,97 ± 10,94

2014.	2.	78,45 ± 6,85	71,23 ± 8,52	82,98 ± 8,53	83,01 ± 3,38
	3.	80,04 ± 5,33	63,39 ± 6,27	83,64 ± 8,58	76,86 ± 4,29
	4.	80,01 ± 4,91	56,84 ± 6,14	83,48 ± 3,89	74,18 ± 6,68
	5.	85,27 ± 8,53	56,06 ± 2,90	83,32 ± 9,15	67,91 ± 8,86
	Prosjek	80,90 ± 7,39 ab	64,58 ± 9,53 c	83,56 ± 7,37 a	77,39 ± 9,22 b
TBARS (nmol g⁻¹ svježe tvari)					
2013.	1.	14,29 ± 1,09	14,77 ± 1,77	13,99 ± 1,18	14,61 ± 0,72
	2.	13,51 ± 0,94	14,49 ± 1,97	13,43 ± 0,68	15,69 ± 1,29
	3.	13,93 ± 0,68	15,93 ± 0,72	14,06 ± 0,72	17,35 ± 1,07
	Prosjek	13,91 ± 0,91 b	15,06 ± 1,60 a	13,83 ± 0,88 b	15,88 ± 1,52 a
2014.	1.	11,52 ± 0,68	12,53 ± 1,08	11,68 ± 0,88	11,29 ± 0,45
	2.	11,86 ± 1,46	15,07 ± 1,73	10,59 ± 1,14	11,45 ± 0,96
	3.	10,97 ± 1,41	15,88 ± 2,27	10,52 ± 1,23	11,58 ± 1,69
	4.	11,92 ± 1,28	15,76 ± 0,37	10,38 ± 0,70	12,60 ± 1,16
	5.	12,17 ± 0,96	18,88 ± 2,22	10,86 ± 0,86	12,84 ± 0,66
	Prosjek	11,69 ± 1,17 b	15,63 ± 2,58 a	10,81 ± 0,82 c	11,95 ± 1,03 b
Chl a (mg g⁻¹ svježe tvari)					
2013.	1.	1,55 ± 0,02	1,42 ± 0,05	1,42 ± 0,04	1,46 ± 0,07
	2.	1,54 ± 0,02	1,51 ± 0,07	1,45 ± 0,06	1,52 ± 0,09
	3.	1,34 ± 0,08	1,58 ± 0,04	1,31 ± 0,05	1,31 ± 0,11
	Prosjek	1,48 ± 0,11 ab	1,50 ± 0,08 a	1,40 ± 0,08 c	1,43 ± 0,12 bc
2014.	1.	1,58 ± 0,10	1,66 ± 0,13	1,35 ± 0,15	1,57 ± 0,04
	2.	1,41 ± 0,03	1,41 ± 0,06	1,33 ± 0,05	1,38 ± 0,08
	3.	1,47 ± 0,12	1,57 ± 0,19	1,35 ± 0,12	1,13 ± 0,06
	4.	1,50 ± 0,06	1,85 ± 0,15	1,37 ± 0,08	1,54 ± 0,07
	5.	1,46 ± 0,05	1,75 ± 0,08	1,33 ± 0,06	1,44 ± 0,16
	Prosjek	1,48 ± 0,09 b	1,65 ± 0,19 a	1,35 ± 0,09 c	1,41 ± 0,18 bc
Chl b (mg g⁻¹ svježe tvari)					
2013.	1.	0,46 ± 0,02	0,46 ± 0,01	0,48 ± 0,02	0,45 ± 0,01
	2.	0,48 ± 0,01	0,49 ± 0,01	0,42 ± 0,02	0,51 ± 0,07
	3.	0,55 ± 0,07	0,53 ± 0,02	0,38 ± 0,02	0,41 ± 0,08
	Prosjek	0,50 ± 0,06 a	0,49 ± 0,03 ab	0,42 ± 0,05 c	0,46 ± 0,07 bc
2014.	1.	0,64 ± 0,03	0,64 ± 0,05	0,56 ± 0,02	0,52 ± 0,01
	2.	0,64 ± 0,07	0,62 ± 0,08	0,55 ± 0,03	0,51 ± 0,08
	3.	0,63 ± 0,10	0,67 ± 0,08	0,52 ± 0,09	0,72 ± 0,05
	4.	0,66 ± 0,09	0,84 ± 0,04	0,53 ± 0,06	0,59 ± 0,04
	5.	0,67 ± 0,04	0,80 ± 0,03	0,55 ± 0,07	0,51 ± 0,09
	Prosjek	0,65 ± 0,07 b	0,72 ± 0,11 a	0,54 ± 0,05 c	0,57 ± 0,10 c
Chl a/b					
2013.	1.	3,35 ± 0,16	3,08 ± 0,09	2,99 ± 0,14	3,24 ± 0,17
	2.	3,22 ± 0,09	3,10 ± 0,17	3,48 ± 0,19	3,00 ± 0,35
	3.	2,47 ± 0,22	3,00 ± 0,07	3,49 ± 0,12	3,25 ± 0,41
	Prosjek	3,01 ± 0,43 b	3,06 ± 0,12 b	3,32 ± 0,28 a	3,17 ± 0,32 ab
2014.	1.	2,48 ± 0,25	2,62 ± 0,40	2,43 ± 0,22	3,04 ± 0,09
	2.	2,23 ± 0,27	2,32 ± 0,29	2,41 ± 0,08	2,71 ± 0,26
	3.	2,36 ± 0,36	2,34 ± 0,19	2,65 ± 0,59	1,57 ± 0,07

	4.	2,31 ± 0,33	2,20 ± 0,30	2,59 ± 0,23	2,64 ± 0,20
	5.	2,18 ± 0,15	2,18 ± 0,09	2,47 ± 0,47	2,82 ± 0,21
	Prosjek	2,31 ± 0,28 b	2,33 ± 0,30 b	2,51 ± 0,35 ab	2,56 ± 0,55 a

Tablica 33. Srednje vrijednosti i standardne devijacije relativnog sadržaja vode u listu (RWC), koncentracije produkata peroksidacije lipida (TBARS) i koncentracije fotosintetskih pigmenata (Chl *a*, Chl *b*, Chl *a/b*) mjerenih na genotipovima OS-211 i Korana u kontroli i tretmanu suše sve dane mjerenja i prosjek mjerenja u fazi početka formiranja mahuna (2. faza) 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu ($p < 0,05$).

Godina	Dan mjerenja	2. faza			
		OS-211		KORANA	
		Kontrola	Suša	Kontrola	Suša
RWC (%)					
2013.	1.	74,17 ± 7,40	63,87 ± 5,21	78,02 ± 3,28	72,15 ± 0,94
	2.	74,95 ± 5,44	55,01 ± 5,42	78,29 ± 4,32	66,19 ± 3,80
	3.	80,51 ± 5,46	48,16 ± 5,47	76,64 ± 5,94	49,71 ± 4,68
	4.	88,42 ± 5,67	53,15 ± 1,74	90,11 ± 5,19	48,47 ± 4,26
	5.	79,11 ± 4,49	37,00 ± 4,46	81,17 ± 5,28	46,07 ± 2,80
	Prosjek	79,43 ± 7,40 a	51,44 ± 9,97 c	80,85 ± 6,67 a	56,52 ± 11,26 b
2014.	1.	86,21 ± 7,12	80,52 ± 5,19	88,00 ± 8,28	85,31 ± 7,42
	2.	84,00 ± 6,54	72,31 ± 4,92	88,24 ± 2,76	73,64 ± 4,43
	3.	86,87 ± 2,57	54,51 ± 4,93	84,07 ± 4,00	60,02 ± 2,63
	4.	84,11 ± 2,90	45,22 ± 3,24	80,81 ± 6,40	52,17 ± 5,82
	5.	85,73 ± 5,09	47,25 ± 4,80	85,87 ± 6,70	49,68 ± 5,29
	Prosjek	85,38 ± 4,88 a	59,96 ± 14,94 b	85,40 ± 6,13 a	64,16 ± 14,60 b
TBARS (nmol g⁻¹ svježe tvari)					
2013.	1.	14,03 ± 1,05	13,92 ± 0,46	12,58 ± 1,65	14,35 ± 0,97
	2.	13,87 ± 0,47	14,83 ± 0,99	11,86 ± 0,61	15,64 ± 1,71
	3.	13,96 ± 0,32	16,19 ± 1,85	12,58 ± 0,65	16,12 ± 2,12
	4.	13,29 ± 0,72	17,97 ± 1,74	10,99 ± 0,33	17,31 ± 1,85
	5.	12,84 ± 0,47	18,61 ± 1,42	11,23 ± 0,88	17,56 ± 1,17
	Prosjek	13,60 ± 0,76 b	16,30 ± 2,22 a	11,85 ± 1,09 c	16,19 ± 1,90 a
2014.	1.	11,07 ± 1,37	11,24 ± 1,36	10,70 ± 0,86	13,52 ± 0,95
	2.	10,52 ± 1,49	11,34 ± 1,37	9,74 ± 1,08	15,53 ± 0,73
	3.	10,20 ± 1,13	16,61 ± 2,16	9,36 ± 1,32	16,98 ± 2,76
	4.	10,57 ± 1,04	22,98 ± 1,25	11,03 ± 0,67	18,67 ± 1,95
	5.	10,20 ± 1,27	24,43 ± 2,38	10,54 ± 1,40	20,52 ± 1,57
	Prosjek	10,52 ± 1,20 b	17,32 ± 5,92 a	10,27 ± 1,19 b	17,05 ± 2,95 a
Chl <i>a</i> (mg g⁻¹ svježe tvari)					
	1.	1,85 ± 0,07	1,87 ± 0,05	1,62 ± 0,07	1,75 ± 0,03
	2.	1,81 ± 0,06	1,84 ± 0,02	1,58 ± 0,03	1,63 ± 0,03

2013.	3.	1,89 ± 0,04	1,83 ± 0,08	1,67 ± 0,04	1,69 ± 0,05
	4.	1,92 ± 0,05	1,87 ± 0,03	1,70 ± 0,02	1,91 ± 0,03
	5.	1,86 ± 0,04	1,82 ± 0,04	1,62 ± 0,05	1,57 ± 0,03
	Prosjek	1,86 ± 0,06 a	1,85 ± 0,05 a	1,64 ± 0,06 c	1,71 ± 0,12 b
2014.	1.	1,52 ± 0,11	1,56 ± 0,05	1,37 ± 0,06	1,08 ± 0,07
	2.	1,52 ± 0,07	1,41 ± 0,04	1,39 ± 0,12	1,34 ± 0,07
	3.	1,50 ± 0,03	1,33 ± 0,13	1,35 ± 0,10	1,19 ± 0,03
	4.	1,49 ± 0,11	1,35 ± 0,10	1,31 ± 0,09	1,08 ± 0,24
	5.	1,52 ± 0,08	1,35 ± 0,15	1,36 ± 0,04	0,98 ± 0,09
	Prosjek	1,51 ± 0,08 a	1,40 ± 0,12 b	1,35 ± 0,09 b	1,13 ± 0,17 c
Chl b (mg g⁻¹ svježe tvari)					
2013.	1.	0,52 ± 0,02	0,54 ± 0,02	0,43 ± 0,04	0,47 ± 0,01
	2.	0,52 ± 0,02	0,56 ± 0,01	0,42 ± 0,03	0,45 ± 0,01
	3.	0,53 ± 0,01	0,60 ± 0,03	0,46 ± 0,04	0,54 ± 0,04
	4.	0,54 ± 0,01	0,59 ± 0,01	0,46 ± 0,01	0,62 ± 0,01
	5.	0,51 ± 0,01	0,59 ± 0,02	0,44 ± 0,01	0,48 ± 0,01
	Prosjek	0,52 ± 0,02 b	0,57 ± 0,03 a	0,44 ± 0,03 c	0,51 ± 0,06 b
2014.	1.	0,67 ± 0,07	0,53 ± 0,07	0,47 ± 0,01	0,36 ± 0,03
	2.	0,69 ± 0,04	0,67 ± 0,03	0,49 ± 0,06	0,47 ± 0,01
	3.	0,70 ± 0,07	0,66 ± 0,02	0,47 ± 0,04	0,48 ± 0,02
	4.	0,68 ± 0,06	0,77 ± 0,08	0,46 ± 0,07	0,43 ± 0,10
	5.	0,71 ± 0,08	0,83 ± 0,05	0,45 ± 0,04	0,68 ± 0,04
	Prosjek	0,69 ± 0,06 a	0,69 ± 0,12 a	0,47 ± 0,05 b	0,49 ± 0,12 b
Chl a/b					
2013.	1.	3,58 ± 0,14	3,43 ± 0,06	3,75 ± 0,22	3,69 ± 0,13
	2.	3,51 ± 0,06	3,28 ± 0,08	3,76 ± 0,19	3,60 ± 0,09
	3.	3,56 ± 0,08	3,06 ± 0,08	3,65 ± 0,20	3,14 ± 0,14
	4.	3,53 ± 0,07	3,20 ± 0,01	3,73 ± 0,05	3,09 ± 0,02
	5.	3,61 ± 0,05	3,11 ± 0,05	3,71 ± 0,02	3,30 ± 0,04
	Prosjek	3,56 ± 0,09 b	3,22 ± 0,15 d	3,72 ± 0,15 a	3,36 ± 0,26 c
2014.	1.	2,28 ± 0,22	3,00 ± 0,50	2,90 ± 0,18	3,02 ± 0,07
	2.	2,21 ± 0,18	2,12 ± 0,10	2,85 ± 0,23	2,84 ± 0,15
	3.	2,18 ± 0,23	2,03 ± 0,20	2,86 ± 0,31	2,46 ± 0,07
	4.	2,19 ± 0,31	1,77 ± 0,19	2,92 ± 0,70	2,49 ± 0,07
	5.	2,16 ± 0,25	1,64 ± 0,22	3,05 ± 0,25	1,44 ± 0,22
	Prosjek	2,20 ± 0,23 bc	2,11 ± 0,55 c	2,92 ± 0,36 a	2,45 ± 0,57 b

Tablica 34. Srednje vrijednosti i standardne devijacije relativnog sadržaja vode u listu (RWC), koncentracije produkata peroksidacije lipida (TBARS) i koncentracije fotosintetskih pigmenata (Chl a, Chl b, Chl a/b) mjenjenih na genotipovima OS-211 i Korana u kontroli i tretmanu suše sve dane mjerenja i prosjek mjerenja u fazi punog razvoja (nalijevanja) sjemena (3. faza) 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene

jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu ($p < 0,05$).

Godina	Dan mjerjenja	3. faza			
		OS-211		KORANA	
		Kontrola	Suša	Kontrola	Suša
RWC (%)					
2013.	1.	77,53 ± 7,29	80,15 ± 6,74	78,76 ± 3,95	79,21 ± 2,33
	2.	72,67 ± 5,11	68,57 ± 4,55	79,00 ± 3,47	72,64 ± 7,72
	3.	72,20 ± 7,11	59,94 ± 6,09	80,28 ± 4,18	73,67 ± 7,34
	4.	84,36 ± 6,77	66,56 ± 3,77	83,73 ± 5,57	61,68 ± 6,28
	5.	77,46 ± 4,87	47,13 ± 8,48	81,67 ± 6,85	55,67 ± 11,77
	Prosjeck	76,84 ± 7,30 a	64,47 ± 12,41 b	80,69 ± 4,90 a	68,57 ± 11,25 b
2014.	1.	78,59 ± 5,08	78,18 ± 4,38	84,84 ± 2,17	79,86 ± 10,48
	2.	77,85 ± 2,98	68,13 ± 9,64	80,01 ± 3,85	77,58 ± 8,33
	3.	79,39 ± 6,49	62,54 ± 7,08	81,23 ± 6,80	70,58 ± 8,43
	4.	74,35 ± 4,33	48,45 ± 2,62	79,41 ± 6,60	63,93 ± 8,80
	5.	74,54 ± 7,90	43,90 ± 2,90	79,21 ± 9,35	61,24 ± 4,88
	Prosjeck	76,94 ± 5,56 a	60,24 ± 13,98 c	80,94 ± 6,10 a	70,64 ± 10,69 b
TBARS (nmol g⁻¹ svježe tvari)					
2013.	1.	11,76 ± 0,52	11,38 ± 0,80	10,70 ± 0,14	11,63 ± 0,87
	2.	10,43 ± 0,45	10,86 ± 0,50	10,43 ± 0,50	12,03 ± 0,73
	3.	11,87 ± 0,67	11,90 ± 0,95	10,56 ± 0,75	12,92 ± 0,83
	4.	10,69 ± 0,41	13,21 ± 1,01	11,03 ± 0,40	12,93 ± 0,85
	5.	10,34 ± 0,52	14,72 ± 1,06	11,24 ± 0,23	14,93 ± 1,13
	Prosjeck	11,02 ± 0,83 b	12,42 ± 1,64 a	10,79 ± 0,52 b	12,89 ± 1,42 a
2014.	1.	20,71 ± 2,80	23,82 ± 1,61	14,89 ± 1,42	16,19 ± 1,50
	2.	20,98 ± 1,36	23,47 ± 3,82	14,29 ± 0,35	16,47 ± 1,26
	3.	18,48 ± 0,47	24,23 ± 1,07	15,64 ± 0,73	17,36 ± 1,19
	4.	20,28 ± 1,02	26,52 ± 3,45	14,52 ± 0,33	18,01 ± 1,41
	5.	20,41 ± 0,84	28,73 ± 2,09	14,73 ± 1,57	18,73 ± 1,40
	Prosjeck	20,17 ± 1,66 b	25,35 ± 3,15 a	14,81 ± 1,05 d	17,35 ± 1,57 c
Chl a (mg g⁻¹ svježe tvari)					
2013.	1.	1,44 ± 0,06	1,38 ± 0,05	0,69 ± 0,01	0,75 ± 0,06
	2.	1,37 ± 0,12	1,38 ± 0,03	0,75 ± 0,07	0,77 ± 0,07
	3.	1,38 ± 0,10	1,28 ± 0,10	0,71 ± 0,06	0,61 ± 0,07
	4.	1,30 ± 0,09	0,80 ± 0,15	0,67 ± 0,04	0,69 ± 0,02
	5.	1,28 ± 0,02	0,51 ± 0,06	0,62 ± 0,04	0,34 ± 0,01
	Prosjeck	1,36 ± 0,10 a	1,07 ± 0,37 b	0,69 ± 0,06 c	0,63 ± 0,16 c
2014.	1.	1,21 ± 0,09	1,18 ± 0,05	0,86 ± 0,01	0,88 ± 0,04
	2.	1,18 ± 0,10	1,09 ± 0,02	0,81 ± 0,02	0,79 ± 0,06
	3.	1,21 ± 0,11	1,08 ± 0,03	0,92 ± 0,04	0,84 ± 0,04
	4.	1,20 ± 0,07	1,04 ± 0,11	0,85 ± 0,05	0,78 ± 0,03
	5.	1,19 ± 0,11	0,83 ± 0,07	0,92 ± 0,04	0,82 ± 0,03
	Prosjeck	1,20 ± 0,09 a	1,04 ± 0,13 b	0,87 ± 0,05 c	0,82 ± 0,05 d
Chl b (mg g⁻¹ svježe tvari)					
	1.	0,40 ± 0,01	0,39 ± 0,02	0,23 ± 0,02	0,21 ± 0,02

2013.	2.	0,35 ± 0,03	0,38 ± 0,01	0,23 ± 0,02	0,23 ± 0,04
	3.	0,38 ± 0,03	0,38 ± 0,03	0,24 ± 0,03	0,23 ± 0,05
	4.	0,36 ± 0,03	0,25 ± 0,06	0,22 ± 0,05	0,22 ± 0,02
	5.	0,37 ± 0,01	0,19 ± 0,02	0,20 ± 0,02	0,12 ± 0,01
	Prosjek	0,37 ± 0,03 a	0,32 ± 0,09 b	0,22 ± 0,03 c	0,20 ± 0,05 c
2014.	1.	0,72 ± 0,06	0,77 ± 0,05	0,36 ± 0,04	0,42 ± 0,04
	2.	0,77 ± 0,05	0,60 ± 0,03	0,35 ± 0,01	0,48 ± 0,04
	3.	0,70 ± 0,03	0,50 ± 0,03	0,38 ± 0,03	0,26 ± 0,02
	4.	0,71 ± 0,04	0,58 ± 0,06	0,38 ± 0,07	0,29 ± 0,02
	5.	0,73 ± 0,03	0,58 ± 0,06	0,34 ± 0,03	0,26 ± 0,02
	Prosjek	0,73 ± 0,05 a	0,61 ± 0,10 b	0,36 ± 0,04 c	0,34 ± 0,09 c
Chl a/b					
2013.	1.	3,57 ± 0,09	3,53 ± 0,10	3,07 ± 0,27	3,60 ± 0,21
	2.	3,91 ± 0,58	3,61 ± 0,07	3,20 ± 0,18	3,36 ± 0,30
	3.	3,62 ± 0,04	3,40 ± 0,06	2,91 ± 0,13	2,78 ± 0,44
	4.	3,65 ± 0,46	3,17 ± 0,18	3,28 ± 0,97	3,15 ± 0,24
	5.	3,47 ± 0,08	2,76 ± 0,16	3,16 ± 0,20	2,96 ± 0,19
	Prosjek	3,64 ± 0,34 a	3,30 ± 0,33 b	3,13 ± 0,45 b	3,17 ± 0,40 b
2014.	1.	1,69 ± 0,16	1,53 ± 0,12	2,44 ± 0,23	2,13 ± 0,20
	2.	1,54 ± 0,19	1,83 ± 0,11	2,34 ± 0,06	1,66 ± 0,13
	3.	1,73 ± 0,13	2,14 ± 0,11	2,45 ± 0,24	3,18 ± 0,11
	4.	1,68 ± 0,08	1,83 ± 0,33	2,28 ± 0,46	2,71 ± 0,27
	5.	1,63 ± 0,10	1,42 ± 0,11	2,73 ± 0,14	3,13 ± 0,17
	Prosjek	1,65 ± 0,14 b	1,75 ± 0,31 b	2,45 ± 0,29 a	2,56 ± 0,62 a

Tablica 35. Srednje vrijednosti i standardne devijacije komponenti prinosa mjerenih na genotipovima OS-211 i Korana u kontroli i tretmanu suše u tri faze razvoja (početak cvatnje, početak formiranja mahuna i puni razvoj (nalijevanje) sjemena) 2013. i 2014. godine. Vrijednosti označene jednakim slovima nisu statistički značajno različite prema Fisherovom LSD testu ($p < 0,05$).

Godina	Faza razvoja	OS-211		KORANA	
		Kontrola	Suša	Kontrola	Suša
Visina biljke (cm)					
2013.	1.	53,56 ± 2,48 a	50,94 ± 2,94 b	45,44 ± 2,83 c	44,11 ± 1,94 c
	2.	53,94 ± 3,19 a	51,39 ± 3,36 b	42,56 ± 2,50 c	40,11 ± 3,58 d
	3.	54,17 ± 3,24 a	54,17 ± 3,62 a	45,56 ± 3,58 b	44,06 ± 2,82 b
2014.	1.	64,52 ± 3,21 a	63,07 ± 3,65 ab	63,19 ± 2,90 b	60,37 ± 3,84 c
	2.	64,19 ± 4,26 a	63,78 ± 4,30 a	63,26 ± 3,97 ab	61,70 ± 1,61 b
	3.	64,15 ± 3,92 a	63,41 ± 4,99 a	63,37 ± 3,67 a	62,11 ± 3,88 a
Broj etaža					
2013.	1.	14,06 ± 0,73 a	13,33 ± 0,69 b	12,61 ± 0,85 c	11,67 ± 0,77 d
	2.	13,94 ± 0,94 a	12,67 ± 0,84 b	11,89 ± 1,02 c	11,83 ± 1,34 c
	3.	12,56 ± 1,10 a	12,56 ± 0,70 a	11,50 ± 1,04 b	11,83 ± 0,79 b
	1.	15,19 ± 0,92 a	14,85 ± 0,91 a	13,89 ± 0,70 b	13,74 ± 0,98 b

2014.	2.	15,11 ± 0,75 a	14,85 ± 0,77 ab	14,48 ± 0,75 b	13,96 ± 0,94 c
	3.	15,04 ± 0,76 a	14,78 ± 0,93 a	14,15 ± 0,82 b	14,04 ± 0,85 b
Broj mahuna					
2013.	1.	21,44 ± 1,25 a	20,28 ± 1,41 b	18,67 ± 1,14 c	17,22 ± 1,17 d
	2.	21,39 ± 1,61 a	18,17 ± 1,58 b	18,83 ± 1,34 b	16,83 ± 1,58 c
	3.	21,78 ± 1,59 a	20,11 ± 1,71 b	19,94 ± 1,43 b	18,33 ± 1,68 c
2014.	1.	42,89 ± 2,85 a	41,74 ± 3,40 a	34,81 ± 2,34 b	33,37 ± 2,56 b
	2.	42,52 ± 2,94 a	39,74 ± 2,40 b	34,22 ± 2,95 c	30,52 ± 2,86 d
	3.	42,70 ± 2,89 a	40,59 ± 3,25 b	34,41 ± 2,65 c	33,41 ± 3,12 c
Broj zrna					
2013.	1.	50,78 ± 2,86 a	48,83 ± 3,76 a	45,06 ± 3,78 b	43,56 ± 3,88 b
	2.	50,94 ± 3,51 a	46,44 ± 3,67 b	43,67 ± 3,97 c	40,06 ± 4,58 d
	3.	50,78 ± 3,19 a	48,56 ± 2,94 ab	47,06 ± 3,47 bc	46,06 ± 3,69 c
2014.	1.	104,22 ± 9,74 a	101,56 ± 8,33 a	74,74 ± 6,61 b	70,15 ± 7,54 b
	2.	104,37 ± 10,04 a	98,70 ± 9,86 b	72,26 ± 6,39 c	67,26 ± 5,02 d
	3.	104,59 ± 9,72 a	99,74 ± 9,06 b	71,37 ± 8,80 c	69,04 ± 8,28 c
Masa zrna (g)					
2013.	1.	10,57 ± 0,87 a	9,63 ± 0,66 b	8,91 ± 0,74 c	8,43 ± 0,88 c
	2.	10,03 ± 0,60 a	8,50 ± 0,94 b	8,76 ± 0,83 b	7,48 ± 0,87 c
	3.	10,21 ± 0,81 a	9,21 ± 0,75 b	8,98 ± 0,73 b	7,88 ± 0,87 c
2014.	1.	18,16 ± 1,79 a	17,54 ± 1,77 a	14,76 ± 1,89 b	13,87 ± 1,65 b
	2.	18,56 ± 1,95 a	16,23 ± 1,87 b	13,91 ± 1,96 c	12,15 ± 1,59 d
	3.	18,75 ± 1,92 a	17,16 ± 1,94 b	14,09 ± 1,95 c	13,41 ± 2,00 c
Žetveni indeks (%)					
2013.	1.	53,62 ± 3,24 a	52,31 ± 4,25 a	52,00 ± 3,37 a	51,45 ± 3,87 b
	2.	53,37 ± 3,95 a	51,99 ± 3,88 ab	52,30 ± 3,74 ab	50,59 ± 4,96 b
	3.	53,63 ± 3,34 a	52,07 ± 3,31 ab	52,08 ± 2,58 ab	51,16 ± 3,01 b
2014.	1.	53,45 ± 2,76 a	52,89 ± 3,22 ab	52,47 ± 5,41 ab	51,41 ± 5,43 b
	2.	53,03 ± 3,22 a	52,34 ± 5,69 a	51,24 ± 2,95 a	50,97 ± 2,66 a
	3.	53,04 ± 4,11 a	52,75 ± 4,09 a	51,38 ± 4,35 a	51,12 ± 3,58 a

Tablica 36. LSD vrijednosti ($p < 0,05$) za komponente prinosa zrna kroz tri faze razvoja 2013. i 2014. godine.

	1. faza		2. faza		3. faza	
	2013.	2014.	2013.	2014.	2013.	2014.
Visina biljke	1,71	1,97	2,12	2,00	2,21	2,24
Broj etaža	0,51	0,51	0,70	0,44	0,61	0,46
Broj mahuna	0,83	1,66	1,02	1,51	1,07	1,61
Broj zrna	2,39	4,80	2,63	4,38	2,22	4,85
Masa zrna	0,53	1,03	0,55	1,00	0,53	1,05
Žetveni indeks	2,46	2,52	2,77	2,06	2,05	2,18

10. ŽIVOTOPIS

Rođena sam 20. kolovoza 1986. godine u Vinkovcima. U Županji sam završila srednju obrtničko industrijsku školu smjer poljoprivredni tehničar - fitofarmaceut, a 2005. godine sam upisala Poljoprivredni fakultet Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, smjer Bilinogojstvo. Diplomski studij Biljna proizvodnja završila sam 2011. godine obranom diplomskog rada pod naslovom „Utjecaj biostimulatora i načina uzgoja na indeks lisne površine kod rajčice (*Lycopersicon esculentum* Mill.)“. Od 1. ožujka 2012. godine radim na Poljoprivrednom institutu Osijek gdje sam zaposlena kao znanstveni novak u suradničkom zvanju asistent na Odjelu za oplemenjivanje i genetiku industrijskog bilja. Iste godine upisujem poslijediplomski interdisciplinarni sveučilišni studij Molekularne bioznanosti – modul Biologija biljaka.

Kao znanstveni novak radila sam na znanstvenom projektu MZOS 073-0731674-0552 „Fiziologija stresa i gospodarska svojstva različitih kultivara pšenice i ječma“, voditelja dr. sc. Josipa Kovačevića te programu Dunav soja (*Danube Soybean*) - europskom programu za unaprjeđenje proizvodnje soje i razvoj europske platforme visokokvalitetnih bjelančevina, nositelja Udruženje Dunav soja (*Danube Soybean Association*), Beč, Austrija.

U toku dosadašnjeg rada aktivno sam sudjelovala na više međunarodnih i domaćih znanstvenih skupova. Završila sam tečaj „*Advancements in Plant Breeding, Trial Design and Analysis*“ (Novi Sad, Srbija, 2016.) u organizaciji UC Davis Akademije za oplemenjivanje bilja (*UC Davis Plant Breeding Academy*) i Instituta za ratarstvo i povrtarstvo iz Novog Sada, Srbija te sudjelovala na radionici „Analiza morfološke i molekularne raznolikosti biljaka“ u organizaciji Poljoprivrednog fakulteta Osijek u sklopu Uspostavnog istraživačkog projekta "*Creating Wheat for the Future - Quest for the New Genes in the Old Gene Pool*" u suradnji sa Znanstvenim centrom izvrsnosti za bioraznolikost i molekularno oplemenjivanje bilja (ZCI CroP-BioDiv). Kroz organizaciju radionica i izradu postera u sklopu manifestacije „Festival znanosti“, te predavanja i terenskih vježbi za studente aktivno sam sudjelovala u popularizaciji znanosti. Član sam Hrvatskog genetičkog društva i udruge „Alumni“, prijatelj i bivših studenata Fakulteta agrobiotehničkih znanosti u Osijeku.

Kao autor i koautor objavila sam slijedeće radove:

Znanstveni radovi objavljeni u drugim časopisima:

Kovačević, Josip; Mazur, Maja; Drezner, Georg; Lalić, Alojzije; Sudarić, Aleksandra; Dvojković, Krešimir; Viljevac Vuletić, Marija; Josipović, Marko; **Josipović, Ana**; Markulj Kulundžić, Antonela; Lepeduš, Hrvoje (2017) Photosynthetic efficiency

parameters as indicators of agronomic traits of winter wheat cultivars in different soil water conditions. *Genetika-Belgrade* 49(3): 891-910.

Matoša Kočar, Maja; Sudarić, Aleksandra; Vila, Sonja; Petrović, Sonja; Rebekić, Andrijana; **Josipović, Ana**; Markulj Kulundžić, Antonela (2017)

Varijabilnost fenotipske ekspresije svojstava kvalitete zrna elitnih linija soje. *Poljoprivreda (Osijek)* 23(1): 40-48.

Josipović, Ana; Sudar, Rezica; Sudarić, Aleksandra; Jurković, Vlatka; Matoša Kočar, Maja; Markulj Kulundžić, Antonela (2016) Total phenolic and total flavonoid content variability of soybean genotypes in eastern Croatia. *Croatian journal of food science and technology* 8(2): 60-65.

Marković, Monika; Josipović, Marko; Ravlić, Marija; **Josipović, Ana**; Zebec, Vladimir (2016) Deficit irrigation of soybean (*Glycine max. (L.) Merr.*) based on monitoring of soil moisture, in sub-humid area of eastern Croatia. *Romanian Agricultural Research* 33: 1-8.

Markulj Kulundžić, Antonela; Kovačević, Josip; Viljevac Vuletić, Marija; **Josipović, Ana**; Liović, Ivica; Mijić, Anto; Lepeduš, Hrvoje; Matoša Kočar, Maja (2016) Impact of abiotic stress on photosynthetic efficiency and leaf temperature in sunflower. *Poljoprivreda (Osijek)* 22(2): 17-22.

Markulj Kulundžić, Antonela; Viljevac Vuletić, Marija; Jocić, Siniša; Cvejić, Sandra; Matoša Kočar, Maja; Mijić, Anto; Liović, Ivica; Sudarić, Aleksandra; Lepeduš, Hrvoje; Kovačević, Josip; **Josipović, Ana** (2016) Effect of different soil water content effect on genotype expression in photosynthetic efficiency and leaf temperature in sunflower. *Genetika-Belgrade* 48(3): 971-982.

Kovačević, Josip; Mazur, Maja; Lalić, Alojzije; Josipović, Marko; **Josipović, Ana**; Matoša Kočar, Maja; Marković, Monika; Antunović, Jasenka; Cesar, Vera (2015) Photosynthetic performance index in early stage of growth, water use efficiency, and grain yield of winter barley cultivars. *Chilean Journal of Agricultural Research* 75(3): 275-283.

Bukvić, Gordana; Grljušić, Sonja; **Josipović, Ana**; Greger, Željka; Marijanović, Marija; Bilušić, Ljubica (2009) Klijanje sjemena crvene djeteline (cv. Viola) u zavisnosti o pH vrijednosti vodene otopine i starosti sjemena. *Poljoprivreda (Osijek)* 15(1): 23-27.

Ostali radovi u drugim časopisima:

Markulj, Antonela; Liović, Ivica; Mijić, Anto; Sudarić, Aleksandra; **Josipović, Ana**; Matoša Kočar, Maja (2014) Zašto proizvoditi suncokret? Agronomski glasnik 76(3): 163-176.

Znanstveni radovi u zbornicima skupova s međunarodnom recenzijom:

Josipović, Ana; Sudarić, Aleksandra; Matoša Kočar, Maja; Markulj Kulundžić, Antonela (2017) Potencijal domaćih sorti soje u proizvodnji funkcionalne hrane. Zbornik radova 9. međunarodnog znanstveno-stručnog skupa "Hranom do zdravlja". Šubarić, Drago; Jašić, Midhat (ur.). Osijek i Tuzla : Studio HS internet d.o.o., Osijek, Hrvatska, 116-131.

Josipović, Ana; Sudarić, Aleksandra; Lončarić, Zdenko; Kovačević, Josip; Matoša Kočar, Maja; Markulj, Antonela; Jurković, Vlatka (2014) Photosynthetic efficiency of soybean on cadmium contaminated soil. 7th international scientific/professional conference "Agriculture in nature and environment protection". Baban, Mirjana; Đurđević, Boris (ur.). Osijek: Glas Slavonije d.d., Osijek, 201-205.

Markulj, Antonela; Viljevac Vuletić, Marija; Kovačević, Josip; **Josipović, Ana**; Liović, Ivica; Mijić, Anto; Sudarić, Aleksandra; Matoša Kočar, Maja (2014) Water deficiency effects on photosynthetic performance in leaves of sunflower plants at developmental stage of butonisation. 7th international scientific/professional conference "Agriculture in nature and environment protection". Baban, Mirjana; Đurđević, Boris (ur.). Osijek: Glas Slavonije d.d., Osijek, 191-195.

Matoša Kočar, Maja; Sudarić, Aleksandra; **Josipović, Ana**; Markulj, Antonela; Mazur, Maja (2014) Effect of beneficial microorganism technology and genotype interaction on soybean seed quality. 7th international scientific/professional conference "Agriculture in nature and environment protection". Baban, Mirjana; Đurđević, Boris (ur.). Osijek: Glas Slavonije d.d., 196-200.

Vinković, Tomislav; Parađiković, Nada; Teklić, Tihana; Tkalec, Monika; **Josipović, Ana** (2013) Utjecaj biostimulatora na indeks lisne površine kod rajčice. Zbornik radova 48. hrvatskog i 8. međunarodnog simpozija agronoma. Marić, Sonja; Lončarić, Zdenko (ur.). Osijek: Sveučilište J.J. Strossmayera, Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Osijek, 358-362.

Josipović, Ana; Gantner, Ranko; Bukvić, Gordana; Tolić, Snježana (2012) Zaštita od poljskih glodavaca u ekološkom krmnom bilju. Proceedings & abstracts 5th

international/professional conference Agriculture in Nature and Environment Protection. Stipešević, Bojan; Sorić, Roberta (ur.). Osijek: Glas Slavonije d.d., 185-190.

Sažeci u zbornicima skupova:

Matoša Kočar, Maja; Sudarić, Aleksandra; Vila, Sonja; Petrović, Sonja; Rebekić, Andrijana; **Josipović, Ana**; Markulj Kulundžić, Antonela (2018) Varijabilnost sadržaja izoflavona u domaćim genotipovima soje. Zbornik sažetaka 53. hrvatskog i 13. međunarodnog simpozija agronoma. Rozman, Vlatka; Antunović, Zvonko (ur.). Osijek : Poljoprivredni fakultet Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera, 99-100.

Drenjančević, Ivan; Matoša Kočar, Maja; **Josipović, Ana**; Duvnjak, Tomislav; Sudarić, Aleksandra (2017) Utjecaj inokulacije sjemena na prinos i kvalitetu zrna OS sorti soje. Zbornik sažetaka 10. međunarodnog kongresa „Oplemenjivanje bilja, sjemenarstvo i rasadničarstvo“. Matotan, Zdravko (ur.). Sveti Martin na Muri, Hrvatska: Hrvatsko agronomsko društvo, 64-65.

Sudarić, Aleksandra; Matoša Kočar, Maja; **Josipović, Ana**; Duvnjak, Tomislav (2017) Dostignuća i strategija oplemenjivanja soje na kakvoću zrna u Poljoprivrednom institutu Osijek. Zbornik sažetaka 10. međunarodnog kongresa „Oplemenjivanje bilja, sjemenarstvo i rasadničarstvo“. Matotan, Zdravko (ur.). Sveti Martin na Muri, Hrvatska: Hrvatsko agronomsko društvo, 62-63.

Sudarić, Aleksandra; Duvnjak, Tomislav; Matoša Kočar, Maja; **Josipović, Ana**; Jurić, Miroslav (2016) Stričkov šarenjak i crveni pauk - dominantni štetnici na soji u Slavoniji u 2015. godini. Glasilo biljne zaštite. Cvjetković, Bogdan (ur.). Zagreb: Hrvatsko društvo biljne zaštite, Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, 48-48.

Josipović, Ana; Sudarić, Aleksandra; Lončarić, Zdenko; Matoša Kočar, Maja; Markulj, Antonela; Kovačević, Josip (2014) Cadmium contamination effect on parameters of photosynthetic efficiency in soybean. V Congress of the Serbian Genetic Society. Vasiljević, Branka; Mladenović Drinić, Snežana (ur.). Beograd: Akademska izdanja, Beograd, 293-293.

Markulj, Antonela; Viljevac Vuletić, Marija; **Josipović, Ana**; Kovačević, Josip; Mijić, Anto; Liović, Ivica; Sudarić, Aleksandra; Matoša Kočar, Maja (2014) Effect of different soil water content on photosynthetic efficiency and leaf temperature in sunflower. V Congress of the Serbian Genetic Society. Vasiljević, Branka; Mladenović Drinić, Snežana (ur.). Beograd: Akademska izdanja, Beograd, 297-297.

Matoša Kočar, Maja; Sudarić, Aleksandra; **Josipović, Ana**; Markulj, Antonela; Jurković, Vlatka (2014) Fatty acid composition of oil in eight early maturing soybean genotypes. V Congress of the Serbian Genetic Society. Vasiljević, Branka; Mladenović Drinić, Snežana (ur.). Belgrade, Serbia: Akademska izdanja, Belgrade, 299-299.

Sudar, Rezica; Sudarić, Aleksandra; Jurković, Vlatka; **Josipović, Ana**; Matoša Kočar, Maja (2014) Ukupni polifenoli i ukupni flavonoidi u OS linijama soje. Zbornik sažetaka 49. hrvatskog i 9. međunarodnog simpozija agronoma. Marić, Sonja; Lončarić, Zdenko (ur.). Osijek: Poljoprivredni fakultet, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, 86-87.

Josipović, Ana; Viljevac, Marija; Sudarić, Aleksandra; Markulj, Antonela; Liović, Ivica; Kovačević, Josip (2013) Utjecaj genotipa i okoline na fotosintetsku učinkovitost soje. Zbornik sažetaka 48. hrvatskog i 8. međunarodnog simpozija agronoma. Marić, Sonja; Lončarić, Zdenko (ur.). Osijek: Poljoprivredni fakultet, Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, 88-89.

Kovačević, Josip; Kovačević, Maja; Drezner, Georg; Lalić, Alojzije; Lepeduš, Hrvoje; Josipović, Marko; **Josipović, Ana**; Kovačević, Vlado (2013) Učinkovitost iskorištenja vode različitih kultivara ozime pšenice. Zbornik radova 48. hrvatskog i 8. međunarodnog simpozija agronoma. Marić, Sonja; Lončarić, Zdenko (ur.). Osijek: Poljoprivredni fakultet, Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, 102-103.

Kovačević, Josip; Kovačević, Maja; Lalić, Alojzije; Cesar, Vera; Josipović, Marko; **Josipović, Ana**; Markasović, Magdalena; Kovačević, Vlado (2013) Učinkovitost korištenja vode različitih kultivara ozimog ječma. Zbornik sažetaka 48. hrvatskog i 8. međunarodnog simpozija agronoma. Marić, Sonja; Lončarić, Zdenko (ur.). Osijek: Poljoprivredni fakultet, Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, 100-101.

Markulj, Antonela; Krizmanić, Miroslav; Kovačević, Josip; Viljevac, Marija; Liović, Ivica; Mijić, Anto; Sudarić, Aleksandra; **Josipović, Ana** (2013) Fotosintetska učinkovitost i temperatura lista hibrida suncokreta u stresnim uvjetima uzgoja. Zbornik sažetaka 48. hrvatskog i 8. međunarodnog simpozija agronoma. Marić, Sonja; Lončarić, Zdenko (ur.). Osijek: Poljoprivredni fakultet ; Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, 116-117.

Josipović, Ana; Sudarić, Aleksandra; Sudar, Rezica; Markulj, Antonela; Duvnjak, Tomislav; Kovačević, Josip (2012) Doprinos oplemenjivanja soje povećanju količine i kvalitete hrane. 2. zbornik sažetaka - Okolišno prihvatljiva proizvodnja kvalitetne i

sigurne hrane. Kralik, Gordana (ur.). Osijek: Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, 35-36.

Markulj, Antonela; Krizmanić, Miroslav; Sudarić, Aleksandra; Liović, Ivica; Mijić, Anto; **Josipović, Ana** (2012) Uloga suncokreta u proizvodnji hrane. 2. zbornik sažetaka - Okolišno prihvatljiva proizvodnja kvalitetne i sigurne hrane. Kralik, Gordana (ur.). Osijek: Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, 63-64.