

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

Ines Mihaljević, dipl.ing.

**Fotokemijski mehanizmi prilagodbe kultivara jabuke na uvjete
okolišnog stresa uzrokovanog povišenom temperaturom i
suviškom svjetlosti**

Doktorska disertacija

Osijek, 2016.

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

Ines Mihaljević, dipl.ing.

**Fotokemijski mehanizmi prilagodbe kultivara jabuke na uvjete
okolišnog stresa uzrokovanog povišenom temperaturom i
suviškom svjetlosti**

Doktorska disertacija

Doktorska disertacija predložena je
Sveučilišnom Vijeću za poslijediplomske interdisciplinarne doktorske studije
u svrhu stjecanja akademskog stupnja doktora znanosti
na Poslijediplomskom interdisciplinarnom sveučilišnom
studiju Molekularne bioznanosti

Osijek, 2016.

Doktorska disertacija je izrađena u Agrokemijskom laboratoriju Poljoprivrednog instituta Osijek u sklopu znanstvenog projekta Ministarstva znanosti, obrazovanja i športa Republike Hrvatske „Biotehnološke metode u identifikaciji, selekciji i razmnožavanju voćaka“ (073-1781844-1930) kojega je voditeljica dr. sc. Zorica Jurković

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: Biologija i Poljoprivreda

Fotokemijski mehanizmi prilagodbe kultivara jabuke na uvjete okolišnog stresa uzrokovanog povišenom temperaturom i suviškom svjetlosti

Ines Mihaljević

Disertacija je izrađena u: Agrokemijskom laboratoriju Poljoprivrednog instituta Osijek

Mentor: Prof.dr.sc. Hrvoje Lepeduš, redoviti profesor

Kratki sažetak doktorske disertacije:

Jabuke su u voćnjacima često izložene stresnim okolišnim čimbenicima koji negativno utječu na prirodu i kvalitetu ploda. Fotosinteza je metabolički proces izrazito osjetljiv na stresne uvjete zbog čega se smanjenje fotosintetske učinkovitosti smatra ranim indikatorom nepovoljnih utjecaja okoline u kojoj se biljke nalaze. U ovom radu metoda mjerenja fluorescencije klorofila korištena je za istraživanje negativnih učinaka visoke temperature i suviška svjetlosti na fotosintetski aparat kultivara jabuke. Od ukupno 41 genotipa, odabrano je 5 različitih kultivara jabuke za glavni eksperiment: Jonagold Novajo, Golden Delicious Klon B, Red Chief Camspur, Gala Galaxy i Gold Rush. Istraživane su razlike u fotosintetskoj učinkovitosti između odabranih kultivara kao i mehanizmi regulacije učinkovitosti fotosintetskog aparata u listovima odabranih kultivara. Fotosintetska učinkovitost određena je metodom polifaznog porasta fluorescencije klorofila *a* (OJIP test). Rezultati ovog istraživanja ukazuju na smanjenje fotosintetske učinkovitosti u listovima odabranih kultivara izloženih okolišnom stresu, što se očitivalo u smanjenju vrijednosti maksimalnog kvantnog prinosa fluorescencije (F_v/F_m) i indeksa fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}). Istraživani kultivari su pokazali različitu toleranciju na povišenu temperaturu i suvišak svjetlosti u ekološkim uvjetima istočne Hrvatske. Iz svih mjerenih OJIP parametara može se zaključiti da je kultivar Gold Rush najtolerantniji na istraživane uvjete povišene temperature i svjetlosti. Kultivari Golden Delicious Klon B i Jonagold Novajo su tolerantni, dok su kultivari Red Chief Camspur i Gala Galaxy manje tolerantni kultivari.

Broj stranica: 141

Broj slika: 28

Broj tablica: 46

Broj literaturnih navoda: 201

Jezik izvornika: Hrvatski

Glavne riječi: jabuka, fluorescencija klorofila *a*, OJIP test, fotosintetski pigmenti, stres, otpornost, povišena temperatura, suvišak svjetlosti

Datum obrane: 11.07. 2016.

Stručno povjerenstvo za obranu:

1. Prof. dr. sc. Tihana Teklić, redovita profesorica Poljoprivrednog fakulteta Osijek, predsjednica
2. Dr. sc. Domagoj Šimić, znanstveni savjetnik Poljoprivrednog instituta Osijek, član;
3. Izv. prof. dr. sc. Martina Skendrović Babojelić, izvanredna profesorica Agronomskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, član
4. Prof. dr. sc. Vera Cesar, redovita profesorica Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjela za biologiju; 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: Biology and Agriculture

Adjustment of photochemical mechanisms to environmental stress affected by increased temperature and excess irradiation in apple cultivars

Ines Mihaljević

Thesis performed at: Agrochemical Laboratory of Agricultural Institute Osijek

Supervisor: Hrvoje Lepeduš, PhD, Full Professor

Short abstract:

Apple trees grown in the orchards are often exposed to stressful environmental factors that negatively affect on fruit yield and quality. Photosynthesis is a metabolic process most sensitive to stressful conditions due to which the reduction in photosynthetic efficiency is an early indicator of adverse environmental conditions in which the plants are. From a total of 41 genotypes 5 different apple cultivars were selected for the main experiment: Jonagold Novajo, Golden Delicious Clone B, Red Chief Camspur, Gala Galaxy and Gold Rush.

In this study, measurement of chlorophyll fluorescence was used for studying the negative effects of high temperatures and excess irradiation on photosynthetic apparatus of apple cultivars. The differences in photosynthetic efficiency between selected cultivars and photosystem II regulatory mechanisms in leaves of selected apple cultivars were studied. The results of this investigation indicate lower photosynthetic efficiency in leaves of selected apple cultivars exposed to environmental stress, which was reflected in reduction of maximum quantum yield of PS II (F_v/F_m) and performance index (PI_{ABS}). Photosynthetic efficiency was determined by chlorophyll a fluorescence rise (OJIP test). Tested cultivars showed different tolerance to investigated ecological conditions of eastern Croatia. From all measured OJIP parameters it can be concluded that cultivar Gold Rush was the most tolerant in the studied conditions of elevated temperature and light. Cultivars Golden Delicious Clone B and Jonagold Novajo were tolerant, while the cultivars Red Chief Camspur and Gala Galaxy were less tolerant.

Number of pages: 141

Number of figures: 28

Number of tables: 46

Number of references: 201

Original in: Croatian

Key words: apple, chlorophyll a fluorescence, OJIP test, photosynthetic pigments, stress, resistance, high temperature, excess light

Date of the thesis defense: 11.07.2016.

Reviewers:

1. Tihana Teklić, PhD, Full Professor, Faculty of Agriculture in Osijek
2. Domagoj Šimić, scientific adviser, Agricultural institute Osijek
4. Martina Skendrović Babojelić, PhD, Associate Professor, Faculty of Agriculture, University of Zagreb
5. Vera Cesar, PhD, Full Professor at Josip Juraj Strossmayer University in Osijek- The Department of Biology

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

Zahvala

Zahvaljujem svom mentoru prof. dr. sc. Hrvoju Lepedušu na stručnoj pomoći i savjetima tijekom izrade ove disertacije.

Hvala dr.sc. Domagoju Šimiću na pomoći oko statističke obrade podataka i hvala mojoj ustanovi, Poljoprivrednom institutu Osijek na podršci.

Zahvaljujem članovima povjerenstva za obranu doktorske disertacije prof. dr. sc. Tihani Teklić, dr. sc. Domagoju Šimiću i prof. dr. sc. Martini Skendrović Babojelić na pregledu rada te korisnim savjetima.

Cijeloj mojoj obitelji, zahvaljujem na strpljenju, razumijevanju i pomoći koju su mi pružili, posebno mojoj mami kojoj posvećujem ovu disertaciju.

Ines Mihaljević

Sadržaj

1. Uvod	1
1.1. Pregled dosadašnjih istraživanja	3
1.1.1. Svojstva jabuke	3
1.1.2. Utjecaj okolišnih čimbenika na rast i razvoj biljaka	5
1.1.3. Svjetlosni stres kod biljaka	6
1.1.4. Toplinski stres kod biljaka.....	8
1.2. Fotosinteza	10
1.2.1. Struktura kloroplasta i pigmenata	10
1.2.2. Organizacija i funkcija fotosustava II	12
1.2.3. Organizacija i funkcija citokrom <i>b6f</i>	13
1.2.4. Organizacija i funkcija fotosustava I	13
1.2.5. Struktura i funkcija ATP-sintaze.....	13
1.3. Fotosintetski prijenos elektrona.....	15
1.3.1. Neciklički transport elektrona.....	15
1.3.2. Ciklički transport elektrona	16
1.4. Fluorescencija klorofila <i>a</i>	17
1.4.1. Fotoinhibicija	19
1.4.2. Mehanizmi zaštite fotosintetskog aparata od suviška svjetlosti	20
1.5. Cilj i hipoteza istraživanja	22
1.5.1. Ciljevi istraživanja	22
1.5.2. Hipoteza	22
2. Materijal i metode	23
2.1. Opis istraživanja	23
2.1.1. Mjerenje polifaznog rasta fluorescencije klorofila <i>a</i> i OJIP test.....	25
2.1.2. Spektrofotometrijsko određivanje fotosintetskih pigmenata	29
2.1.3. Spektrofotometrijsko određivanje peroksidacije lipida	30
2.1.4. Praćenje klimatskih uvjeta	31
2.1.5. Određivanje priroda	31
2.2. Statistička obrada podataka	32
3. Rezultati istraživanja.....	33
3.1. Fluorescencija klorofila <i>a</i>	33
3.1.1. Rezultati mjerenja fluorescencije na 41 genotipu jabuka.....	33

3.1.2. Intenzitet fluorescencije nakon 50 μ s (F_0).....	35
3.1.3. Maksimalni intenzitet fluorescencije (P stupanj) (F_m).....	37
3.1.4. Varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_j)	40
3.1.5. Varijabilna fluorescencija na I stupnju (V_i)	42
3.1.6. Gustoća aktivnih reakcijskih centara (RC/CS_0).....	45
3.1.7. Maksimalni kvantni prinos fotosustava II (TR_0/ABS ; F_v/F_m)	48
3.1.8. Apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC)	51
3.1.9. Protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR_0/RC).....	54
3.1.10. Elektronski transport po aktivnom reakcijskom središtu (ET_0/RC).....	57
3.1.11. Rasipanje po aktivnom reakcijskom središtu (DI_0/RC)	60
3.1.12. Omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS)	63
3.1.13. Omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanje energije (TR_0/DI_0)	66
3.1.14. Transport elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0/(TR_0-ET_0)$). 69	
3.1.15. Indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}).....	72
3.1.16. OJIP porast fluorescencije klorofila a	75
3.2. Koncentracija fotosintetskih pigmenata.....	78
3.2.1. Klorofil a	78
3.2.2. Klorofil b	81
3.2.3. Klorofil $a+b$	84
3.2.4. Omjer koncentracija klorofila a i klorofila b ($Chl a / b$).....	87
3.2.5. Karotenoidi (Car)	90
3.3. Razina lipidne peroksidacije (TBARS)	93
3.4. Rodnost jabuka	95
4. Rasprava	97
5. Zaključak	109
6. Literatura	111
7. Sažetak.....	127
8. Summary	128
9. Prilozi.....	129
10. Životopis	142

Popis kratica

ADP - adenzin difosfat

ANOVA - engl. *analysis of variance* - analiza varijance

ATP - adenzin trifosfat

ATP- adenzin trifosfat

Car - karotenoidi

Chl *a* - klorofil *a*

Chl *a / b* - omjer klorofila *a i b*

Chl *b* - klorofil *b*

cyt *b₆f* - citokrom *b₆f*

EDTA - etilen diamin tetraoctena kiselina

ET - engl. *electron transport* - transport elektrona

F₀ - minimalni intenzitet fluorescencije

F_d - feredoksin

F_m - maksimalni intenzitet fluorescencije

FNR - feredoksin-NADP⁺ reduktaza

FQR - feredoksin-kinon oksidoreduktaze

F_v - varijabilna fluorescencija

F_v/F_m - maksimalni prinos fluorescencije

LHC - engl. *light harvesting complex* - kompleksi za prikupljanje svjetlosti

LSD - engl. *least significant difference* - najmanja značajna razlika

MgHCO₃ - magnezij hidrogen karbonat

NADPH - nikotinamid adenin dinukleotid fosfat

NPQ - nefotokemijsko gašenje fluorescencije klorofila *a*

OEC - engl. *oxygen evolving center* - kompleks koji katalizira oksidaciju vode

OJIP - porast fluorescencije od O do P faze

PC - plastocijanin

PEA - engl. *Plant Efficiency Analyzer* - analizator učinkovitosti fotosinteze

Pheo - feofitin

PI_{ABS} - engl. *performance indeks* - indeks fotosintetske učinkovitosti

PQ - plastokinon

PQH₂ - plastohidrokinon

PS I - fotosustav I

PS II - fotosustav II

Q_A - vezani plastokinon

Q_B - slabo vezani (mobilni) plastokinon

RC - engl. *reaction center* - reakcijsko središte

ROS - engl. *reactive oxygen species* - reaktivne kisikove jedinke

Rubisco - Ribuloza-1,5-bifosfat karboksilaza/oksigenaza

RWC - relativni sadržaj vode

TBA - tiobarbiturna kiselina

TBARS - engl. *thiobarbituric acid reactive substances* - supstanci koje reagiraju s tiobarbiturnom kiselinom

TCA - trikloroctena kiselina

Tris - tris(hidroksimetil) aminometan

UV - ultraljubičasta svjetlost

1. Uvod

Uslijed globalnog zagrijavanja dolazi do porasta temperature na Zemlji i klimatskih promjena koje uzrokuju promjene u ekosustavu što negativno utječe na rast biljaka te ugrožava poljoprivrednu proizvodnju.

Različiti biotski i abiotski stresovi predstavljaju ozbiljne prijetnje poljoprivrednoj proizvodnji u svijetu jer istovremeno djelovanje različitih abiotskih i biotskih čimbenika (npr. visoki intenzitet svjetlosti, niske ili visoke temperature, nedostatak vode, salinitet, patogeni itd.) utječu na rast i produktivnost biljaka (Vitale, 2014.) Najvažniji okolišni čimbenici za biljku su temperatura, svjetlost, voda i ishrana. Ukoliko jedan od tih čimbenika nije optimalan za biljku on postaje ograničavajući čimbenik za njen rast i razvoj.

Rast biljaka obuhvaća fiziološke procese poput fotosinteze, usvajanja vode, unos hranjivih tvari, skladištenje škroba i lipida, te adaptaciju na stres (Kim i sur., 2011.). Na svom prirodnom staništu biljke najčešće nisu izložene samo pojedinačnim stresnim uvjetima nego njihovim različitim kombinacijama.

Svjetlost i temperatura su među glavnim okolišnim čimbenicima rasta i produktivnosti biljaka. U prirodnim uvjetima, posebno tijekom ljeta gdje temperature dosežu i do 40 °C uz visoke količine svjetlosti, toplinski i svjetlosni stres se preklapaju (Yamamoto i sur., 2008.). Toplinski stres je vrlo često ograničavajući čimbenik za rast, razvoj i reprodukciju biljaka (Zinn i sur., 2010.). Uslijed visokih temperatura dolazi do inaktivacije i denaturacije određenih enzima što usporava rast biljke (Dubois i sur., 1991.). Ekstremne temperature mogu uzrokovati oksidacijski stres, stanična oštećenja te staničnu smrt (Allalhverdiev, 2008.). Kada su biljke izložene prevelikoj količini svjetlosti, koja premašuje njihov fotosintetski kapacitet, dolazi do fotoinhibicije, što djeluje negativno na rast i razvoj biljke (Powles, 1984.).

Fotosinteza je, kao glavni biološki proces na Zemlji, također regulirana utjecajem okolišnih čimbenika. Fotosinteza je biokemijski proces u kojem biljke, alge i neke bakterije koriste svjetlosnu energiju za sintezu organskih molekula. Ovaj proces se sastoji od niza kemijskih reakcija u kojima se svjetlosna energija pretvara u kemijsku pri čemu se iz ugljik dioksida (CO₂) i vode (H₂O) sintetiziraju šećeri uz otpuštanje kisika. Pod optimalnim okolišnim uvjetima učinkovitost fotosinteze je visoka, dok stresni okolišni čimbenici mogu znatno smanjiti fotosintetsku učinkovitost na razini lanca transporta elektrona te ograničiti fiksaciju CO₂, što uzrokuje smanjenje prinosa i njegovu lošiju kvalitetu.

Apsorpciju svjetlosti obavljaju atomi i molekule kloroplastnih pigmenata pri čemu molekule klorofila *a* prelaze iz osnovnog stanja na energetski više stanje (pobuđeno stanje). Vraćanjem u osnovno stanje, ekscitirana energija se može emitirati kao foton

svjetlosti u obliku fluorescencije, osloboditi energiju u obliku topline ili prenijeti energiju na susjedne molekule. Fluorescencija klorofila *a* je mala količina disipirane energije koja nam daje informacije o strukturi i funkciji lanca transporta elektrona (Strasser i sur., 2004.). Oštećenje fotosustava II je često prva manifestacija utjecaja stresa, stoga nam određivanje efikasnosti fotosustava II mjerenjem promjena fluorescencije klorofila *a* daje informacije o toleranciji biljaka na određeni stres (Maxwell i Johnson, 2000.). Mjerenje i analiza fluorescencije klorofila *a* zadnjih se godina intenzivno koristi kao brza i nedestruktivna metoda za proučavanje fotosintetskih procesa *in vivo*, za praćenje stresa kod biljaka te za otkrivanje i predviđanje promjena u okolišu (Baker i Rosenquist, 2004.). Okolinski stres može utjecati na fotosintetski aparat, pogotovo PS II, prije nego što se pojave nepovratna morfološka i fiziološka oštećenja iz razloga što se promjene u funkciji PSII odvijaju prije promjena u sadržaju klorofila (Krause-Weis, 1991.). Otkrivanjem stresa prije vidljivih oštećenja može se utvrditi fiziološki odgovor biljke na okolinski stres te na taj način spriječiti propadanje biljke (Zarco-Tejada i sur., 2003.).

Iako okolišni čimbenici utječu na fiziološke, biokemijske i molekularne procese u biljkama, biljke se u određenoj mjeri pomoću različitih mehanizama mogu prilagoditi stresnim uvjetima. O stupnju prilagodljivosti pojedinih biljnih vrsta na uvjete okoliša promjenom morfoloških svojstava i fizioloških mehanizama ovisi opstanak i rast biljaka te njihova produktivnost.

Jabuka (*Malus domestica* Borkh.) je najrasprostranjenija kontinentalna voćna vrsta u svijetu. U ukupnoj svjetskoj proizvodnji voća nalazi se na trećem mjestu, iza agruma i banana. Jabuka je jedna od unosnijih kultura te se smatra temeljem voćarske proizvodnje.

Utjecaj okolišnih čimbenika na kultivare jabuka u voćnjaku je vrlo važan jer utječe na prirodu i kvalitetu ploda. Visoke ljetne temperature zraka mogu imati štetne učinke na fotosintezu (Salvucci i Crafs-Brandner, 2004.) a time na prirodu i kvalitetu ploda. Najvažniji okolišni čimbenici koji utječu na veličinu i boju ploda su temperatura i svjetlost. Tijekom ljetnih mjeseci pod utjecajem visokih temperatura i visokog zračenja dolazi do pojave "ožegotina" na plodovima jabuke (Schrader i sur., 2003.). Pri tome dolazi do promjena u kemijskim i fizikalnim svojstvima ploda poput povećanja tvrdoće ploda, sadržaja suhe tvari, smanjenja relativnog sadržaja vode (RWC) i ukupnih kiselina (Racsko i sur., 2005.; Schrader i sur., 2009.).

Iz tih razloga, uzimajući u obzir klimatske promjene, potrebno je poznavati interakcije između kultivara i okolišnih čimbenika kako bi se pravilnim odabirom kultivara smanjio utjecaj stresa i kako bi dobili najbolje rezultate u odgovarajućim agroekološkim uvjetima.

Zbog toga su nužna detaljna istraživanja u vanjskim uvjetima o učincima pojedinih biotskih i abiotskih čimbenika na rast i razvoj biljaka kao i njihovom mehanizmu obrane.

1.1. Pregled dosadašnjih istraživanja

1.1.1 Svojstva jabuke



Slika 1. Shematski prikaz organa jabuke (slika je preuzeta sa <http://www.gardenguides.com/>)

Jabuka (*Malus domestica* Borkh.) je križanac nastao od nekoliko vrsta roda *Malus* (*Malus sylvestris*, *Malus roemer*, *Malus orientalis*, *Malus sieversii*, *Malus baccata*).

Sistematika jabuke :

Carstvo: Plantae

Odjeljak: Magnoliophyta

Razred: Magnoliopsida

Red: Rosales

Porodica: Rosacea

Rod: *Mallus Mill.*

Vrsta: *Malus Domestica* Borkh.

Areal prirodne rasprostranjenosti jabuke je u umjerenim i suptropskim područjima Euroazije i Sjeverne Amerike.

Jabuka je višegodišnja voćna vrsta, listopadno drvo visine do 12 metara. Listovi jabuke su ovalnog oblika za nazubljenim rubovima koji su nasuprotno raspoređeni na grančicama. Cvjetovi jabuke su bijele boje i imaju pet latica i pet lapova. Plod sazrijeva krajem ljeta i tokom jeseni. Riječ je o stranooplodnoj, heterozigotnoj i poliploidnoj voćnoj vrsti. Jabuka je entomofilna biljka, a najvažniji insekt oprašivač je medonosna pčela (*Aphis mellifera*).

Prema podacima Organizacije za hranu i poljoprivredu (FAO, 2013.) u svijetu se godišnje proizvede oko 81 milijuna tona jabuke. Najveći proizvođači jabuka u svijetu su Kina (33,3 milijuna tona), što čini polovinu ukupne svjetske proizvodnje i SAD (4,3 milijuna tona) itd. Najveći proizvođači u Europi su Poljska (2,6 milijuna tona) i Italija (2,2 milijuna tona) (Keserović i sur., 2013.).

Od agroekoloških uvjeta jabuka zahtjeva: srednje prosječne temperature zraka u vegetaciji (4-19 °C). Dobro podnosi niske temperature zraka do -28 °C te maksimalne temperature do 35 °C, ovisno o relativnoj vlazi zraka i vlazi tla. Pogoduje joj umjerena relativna vlaga zraka do 60%. Tijekom cijele vegetacije izrazito je osjetljiva na tuču. Stablo jabuke je tijekom cvatnje osjetljivo na pojavu mraza koji može prouzročiti opadanje cvjetova i mladih plodova što znatno smanjuje prirodu jabuke. Suša kao abiotički stresni čimbenik također negativno utječe na njen prirodni posebno rani sušni period u fazi iniciranja cvjetnih pupova koji loše utječe na njihovu inicijaciju. Rana suša je štetna za rast plodova, jer se u tom periodu odvija dioba stanica u plodu o čemu ovisi veličina ploda (<http://www.agroklub.com>, 2015.).

U svijetu postoji više od 10 000 priznatih kultivara jabuke, oko 6 000 kultivara koje su regionalno značajne i samo nekoliko koje su dominantne u svjetskoj proizvodnji (O'Rourke i sur., 2003.). Plodovi jabuke se uglavnom koriste kao stolno voće, mada se značajne količine koriste za industrijsku preradu u proizvodnji kaša, bezalkoholnih i alkoholnih pića i u drvnoj industriji. Plodovi se odlikuju značajnom hranjivom, zaštitnom, dijetetskom i ljekovitom vrijednošću. Danas se jabuka smatra jednom od najzdravijih namirnica zbog brojnih nutritivnih vrijednosti. Sadrži gotovo sve što je potrebno ljudskom organizmu kao što su: vitamini, minerali, voćni šećeri, voćne kiseline, sirova vlakna, pektine i vodu. Jabuke su bogate antioksidansima i flavonoidima. Zbog velike antioksidacijske aktivnosti smanjuju rizik oboljevanja od raka, kardiovaskularnih bolesti, astme i dijabetesa (Boyer i Hai Liu, 2004.).

Jabuka je najraširenija voćna vrsta na području Republike Hrvatske, osobito u kontinentalnom dijelu. Prema podacima DZS (Statistički ljetopis, 2015.) u Hrvatskoj se godišnje proizvede 100 000 tona jabuke.

Najznačajniji čimbenici koji utječu na uspješnu proizvodnju i visoku rodnost jabuke su temperatura, vlažnost, tip tla, fotoperiodizam i intenzitet svjetlosti. Kako rodnost i rentabilnost proizvodnje jabuke ovisi o ekološkim uvjetima u kojima se uzgaja, neophodno je što bolje poznavati ekološke čimbenike područja namijenjenog njenom uzgoju. Budući da je jabuka višegodišnja biljka izbor kultivara prilikom sadnje treba biti obavljen u postojećim uvjetima sredine i okolišnih prilika (Keserović, 2013.).

1.1.2. Utjecaj okolišnih čimbenika na rast i razvoj biljaka

Biljke su tijekom vegetacije izložene različitim stresnim uvjetima okoliša u kojem se nalaze, koji nepovoljno utječu na njihov razvoj smanjujući prinos i kvalitetu njihovih proizvoda. Prema Lichtenthaleru (1996.) svi uvjeti ili tvari koje nepovoljno utječu na rast, razvoj i metabolizam biljaka smatraju se stresnim čimbenicima. Čimbenici koji uzrokuju stres mogu biti abiotski i biotski (Boyer, 1982.). Abiotski nastaju uslijed ekstremnih fizikalnih i kemijskih okolišnih čimbenika poput ekstremnih temperatura, svjetlosti, radijacije, nedostatka i suviška vode, vjetra, pesticida, onečišćivača zraka itd. Biotski čimbenici su biološke prirode, uzrokuju ga drugi organizmi poput patogenih mikroorganizama, herbivora itd. (Gaspar i sur., 2002.; Mahajan i Tuteja, 2005.).

Izloženost biljaka biotskim i abiotskim stresovima uzrokuje poremećaje u metabolizmu i fiziološkim procesima biljaka, što na kraju dovodi do smanjenja produktivnosti (Shao i sur., 2008.). Abiotski stres uzrokuje značajne gubitke u poljoprivrednoj proizvodnji u svijetu smanjenjem prosječnih prinosa. Učinci tih stresova na biljkama obično se proučavaju u kontroliranim uvjetima rasta u laboratoriju. U prirodnim uvjetima okoliš je vrlo različit u odnosu na kontrolirane uvjete koji se koriste u laboratorijskim istraživanjima, a često uključuje istodobnu izloženost biljaka na više od jednog abiotskog ili biotskog čimbenika (Moffat i sur., 2002.).

Biljke su sesilni organizmi koji su izloženi stalnim promjenama okoliša u kojem se nalaze. Ukoliko su te promjene brze i ekstremne biljke ih doživljavaju kao stres. Stres u biljkama koji je izazvan nepovoljnim utjecajima sredine temelji se na oksidacijskom stresu, uslijed čega dolazi do povećane proizvodnje reaktivnih kisikovih jedinki, (engl. *Reactive Oxygen Species*, ROS) koje dovode do peroksidacije lipida, oštećenja proteina i nukleinskih kiselina, oštećenja DNA i stanične smrti (Mittler, 2002.; Wang i sur., 2003.).

Rast i razvoj biljaka ovisi o okolišnim uvjetima u kojima rastu i ukoliko ti uvjeti nisu optimalni za njihov razvoj oni postaju limitirajući i predstavljaju glavno ograničenje u produktivnosti biljaka. Za prevladavanje tih ograničenja i poboljšanje učinkovitosti biljne proizvodnje potrebno je razvijati i proizvoditi kulture koje su tolerantnije na stres (Khush, 1999.). U prirodi je česta istovremena pojava više abiotskih i biotskih stresora, a ne utjecaj određenog pojedinačnog stresnog čimbenika (Duque i sur., 2013.). Kombinacija ovih stresnih uvjeta je glavni limitirajući čimbenik uroda u poljoprivrednoj proizvodnji. Zbog toga, programi istraživanja stresa kod biljaka trebaju biti usmjereni na razvoj usjeva i biljaka sa povećanom tolerancijom na okolišne uvjete (Mittler, 2006.).

Biljke pokazuju određenu toleranciju na stres jer su tijekom evolucije, razvile specifične mehanizme koje im omogućavaju bolje prilagođavanje i preživljavanje.

One mogu pokazati različite stupnjeve osjetljivosti ovisno o okolišnim uvjetima, razvojnoj fazi, intenzitetu stresa i biljnoj vrsti (Mittler i Blumwald, 2010.).

Rast biljaka ovisi o fotosintezi na koju utječu stresni okolišni uvjeti uzrokujući velike promjene u fiziološkim, biokemijskim i molekularnim procesima biljaka. Na intenzitet fotosinteze i njenu produktivnost osim unutarnjih čimbenika (koncentracija pigmenta, površina lista, orijentacija lista, zdravstveno stanje biljke) utječu i vanjski čimbenici (svjetlost, temperatura, ugljik dioksid i voda). Pod optimalnim okolišnim uvjetima učinkovitost fotosinteze je visoka, dok stresni okolišni čimbenici mogu reducirati fiksaciju CO₂, poremetiti fotokemijske i nefotokemijske mehanizme te na taj način značajno smanjiti fotosintetsku učinkovitost a time i uzrokovati smanjenje prinosa biljaka.

Intenzitet fotosinteze predstavlja količinu usvojenog CO₂ po jedinici lisne površine u određenom vremenu, dok produktivnost fotosinteze predstavlja količinu organske tvari koja je stvorena po jedinici lisne površine u određenom vremenu (Sarić, 1971.). Intenzitet fotosintetske učinkovitosti ovisi o nizu čimbenika od koji su najvažniji: svjetlost, temperatura i koncentracija ugljičnog dioksida (CO₂).

1.1.3. Svjetlosni stres kod biljaka

Svjetlost je elektromagnetsko zračenje koje se sastoji od sitnih čestica, fotona, koji izazivaju fotokemijske reakcije. Energija koju nosi foton naziva se kvant i ona je obratno proporcionalna valnoj duljini svjetlosti. Fotokemijska reakcija se može odvijati ako energija kvanta nije manja od energije potrebne za reakciju pa su zbog toga kratki valovi koji nose veće kvante fotokemijski najaktivniji (Sarić, 1971.). Biljke mogu koristiti samo vidljivi dio sunčevog zračenja koji se sastoji od svjetla valnih duljina od 400 do 700 nm.

Svjetlost je jedan od najvažnijih agroekoloških čimbenika jer utječe na biosintezu klorofila i proces fotosinteze a time i na rast i razvoj biljke te na količinu i kakvoću prinosa (Mihalić i Bašić, 1997.). U prirodnim uvjetima gotovo svi fotosintetski organizmi se susreću s promjenom količine svjetlosti koja varira ovisno o vremenu i mjestu prema geografskim uvjetima.

Proces fotosinteze započinje apsorpcijom svjetlosti, pa je dostupnost svjetla jedan od najvažnijih čimbenika za fotosintezu (Farabee, 2001.). Pojedine biljke za rast i razvoj zahtijevaju različito osvjetljenje. Biljke za proces fotosinteze trebaju 5 000 do 15 000 luksa (Dubravec i Regula, 1995.). Fotosintetska aktivnost zavisi od količine i kvalitete svjetlosti kao i od dužine trajanja osvjetljenja. Količina svjetlosti varira vremenski (sezonski i dnevno) i prostorno. Povećanjem količine svjetlosti fotosinteza raste a zatim opada, jer pri određenoj količini (ovisno o biljnoj vrsti) dolazi do svjetlosnog

zasićenja i povećanje svjetlosti više nema učinak na stopu fotosinteze. Kada je količina svjetlosti niska, fotosinteza je usporena, stvara se mala količina adenozin trifosfata (ATP) i nikotinamid adenin dinukleotid fosfata (NADPH). Povećanjem količine svjetlosti, povećava se stvaranje ATP i NADPH uslijed čega raste stopa fotosinteze. Za sve biljke neophodni su određena količina, kvaliteta svjetlosti i određena dužina dana.

U uvjetima kada apsorpcija svjetlosti od strane fotosintetskih pigmenata premašuje potrošnju svjetlosne energije, aktivnost PS II naglo opada uslijed čega dolazi do fotoinhibicije (Aro, 1993.). Prevelika količina svjetlosti oštećuje fotosintetski aparat, prvenstveno PS II, što dovodi do smanjenja fotosintetske aktivnosti, rasta i produktivnosti biljke. Stupanj fotoinhibicije ovisi o ravnoteži između stope oštećenja i stope popravka PS II (Takahashi i Murata, 2008.). U „klasičnoj“ shemi mehanizma fotoinhibicije suvišak svjetlosti potiče proizvodnju ROS-a koje izravno inaktiviraju reakcijsko središte PS II. U novijim istraživanjima smatra se da do oštećenja PS II dolazi uslijed izravnog utjecaja svjetlosti na OEC kompleks te da ROS inhibiraju popravak oštećenog PS II (Oknishi i sur., 2005.; Murata i sur., 2007.).

Iako je PS II vrlo osjetljiv na promjene u okolišu i pod nepovoljnim stresnim uvjetima aktivnost PS II opada brže od mnogih drugih fizioloških procesa, sam oporavak PS II je znatno osjetljiviji na okolišni stres (Murata i sur., 2007.; Demmig i Adams, 1992.). Da bi izbjegle suvišak svjetlosti biljke su razvile odgovarajuće mehanizme prilagodbe kako bi se mogle aklimatizirati na nove svjetlosne uvjete (Walters, 2005.). Različite vrste biljaka pokazuju različite razine tolerancije na intenzitet svjetlosti.

Prema ranijim istraživanjima, u uvjetima slabog intenziteta svjetlosti dolazi do smanjenja stope fotosinteze, biomase korijenja, stabljike i lišća (Zhang i sur., 2003.; An i Shangguan, 2009.; Mielke i Schaffer, 2010.). Yang i sur. (2007.) su naveli da je pod utjecajem niskog intenziteta svjetlosti došlo do povećanja visine i smanjenja obujma stabljike duhana. Utvrđeno je da listovi, koji su pod utjecajem jačeg sunčevog zračenja, sadrže više fotosintetskih pigmenata od listova koji su pod utjecajem slabijeg zračenja (De Carvalho Gonçalves i sur., 2005.; Yang i sur., 2007.; Mielke i Schaffer, 2010.). Prema istraživanjima Adamson i sur. (1991.) biljke sjene su razvile odgovarajuće aklimatizacijske strategije kao što su veći i tanji listovi koji sadrže i do tri puta veći sadržaj klorofila. Smatra se da je sinteza i degradacija fotosintetskih pigmenata povezana s prilagodbom biljaka na različite okolišne uvjete. Većina biljnih vrsta ima sposobnost razvijanja anatomskih, morfoloških, fizioloških i biokemijskih promjena u odgovoru na različiti intenzitet svjetlosti (De Carvalho Gonçalves, 2005.; Yang, 2007.; Mielke, 2010.). Biljke su razvile niz obrambenih mehanizama za sprječavanje fotoksidacijskog oštećenja fotosintetskog aparata od reaktivnih kisikovih jedinica (ROS) uslijed suviška svjetlosti poput snižavanja stvaranja ROS-a ili detoksikaciju već formiranog ROS-a.

Kvaliteta svjetlosti je također vrlo važna za fotosintezu. Kloroplasti apsorbiraju valne duljine svjetlosti od 350-500 nm i od 650-700 nm, što znači da je svjetlost ovih valnih

duljina glavni izvor energije za fotosintezu. Nedavna istraživanja su pokazala da postoje značajne razlike u sadržaju klorofila, ribuloza-1,5-bisfosfat karboksilaza/oksigenaza (Rubisc-a) i fotosintetske učinkovitosti pod utjecajem različite kvalitete svjetla (Yamazaki, 2010.). Valne duljine ultraljubičastog dijela spektra svojim visokim sadržajem energije mogu izazvati strukturne promjene u procesima replikacije i transkripcije DNA te sinteze proteina (Rastogi i sur., 2010.).

1.1.4. Toplinski stres kod biljaka

Temperatura je glavni čimbenik koji utječe na razvoj biljke i ploda te njegovu kvalitetu, (Woolf i Ferguson, 2000.). Porast temperature općenito povećava stopu fotosinteze a time i stopu rasta biljke, međutim, vrlo visoke temperature mogu dovesti do toplinskog stresa (Wahid i sur., 2007.).

Prognozira se da će do 2100. godine uslijed globalnih klimatskih promjena temperatura porasti od 1,5 – 8 °C što će uzrokovati toplinski stres i značajne probleme poljoprivrednoj proizvodnji (Rosenzweig i sur., 2001.).

Toplinski stres je definiran kao porast temperature iznad razine koja je dovoljna da uzrokuje trajno oštećenje rasta i razvoja biljaka. Na toplinski stres utječu intenzitet, trajanje i brzina porasta temperature (Wahid i sur., 2007.).

Visoke temperature mogu uzrokovati direktna oštećenja (poput denaturacije proteina, agregacije i povećanja fluidnosti membranskih lipida, inaktivacije enzima u kloroplastima i mitohondrijima, inhibicije sinteze proteina, degradacije proteina) (Howarth i sur., 2005.). Pri visokoj temperaturi dolazi do povećanja fluidnosti tilakoidnih membrana i viskoznosti strome, što dovodi do inaktivacije enzima i oštećenja membrane (Sanchez i Quiles, 2006.).

Visoki temperaturni stres uzrokuje smanjenje prinosa i suhe tvari (Krishnan i sur., 2011.) te inhibiciju fotosinteze (Sage i sur., 2007.; Yamori i sur., 2010.). Fotokemijska učinkovitost je proces koji je kod viših biljaka najosjetljiviji na toplinski stres (Percival, 2005.; Yamamoto i sur., 2008.). Intenzitet fotosinteze dostiže svoj vrhunac pri temperaturi od 30 °C, a do značajnog smanjenja intenziteta dolazi kod svakog dodatnog porasta temperature (Wise i sur., 2004.). U fotosintetskom aparatu fotosustav II i ATP-sintaza su najosjetljiviji na toplinski stres (Allakhverdiev i sur., 2008.). Inhibicija fotosustava II pri temperaturi iznad 40 °C utvrđena je kod mnogih biljnih vrsta, uključujući rižu i proso (Al-Khatib i Paulsen, 1999.).

PS II je komponenta fotosintetskog aparata koja je izrazito termolabilna. Smatra se da smanjena aktivnost prijenosa elektrona uslijed promjene membranske fluidnosti uzrokuje inhibiciju fotosinteze pod utjecajem toplinskog stresa (Havaux, 1993.; Murakami i sur., 2000.; Wise i sur., 2004.)

Enzim Rubisco, glavni fotosintetski enzim, je osjetljiv na promjene temperature u okolišu. Prethodna istraživanja su pokazala da inhibicija fotosinteze može biti posljedica deaktivacije enzima Rubisco uslijed djelovanja povišene temperature (Kim i Portis, 2005.; Salvucci i sur., 2001.) i da aktivacija Rubisc-a varira u lišću ovisno o okolišnim čimbenicima. Hozain i sur., (2009.) su mjerenjem fluorescencije na različitim vrstama topole, pri povišenoj temperaturi, zaključili da su razlike u genima koji kodiraju Rubisco temelj razlika u toplinskoj osjetljivosti fotosinteze na umjereno visokim temperaturama. Vrlo važnu ulogu u aklimatizaciji fotosinteze na temperaturni stres ima šaperon cpn 60 β koji zaštićuje Rubisco aktivazu od termičke denaturacije (Salvucci, 2007.).

Smanjenje fotosinteze uslijed visoke temperature može biti i rezultat strukturnih i funkcionalnih poremećaja kloroplasta. Tilakoidi u kloroplastima su vrlo osjetljivi na visoke temperature koje mogu narušiti njihovu strukturu i funkciju (Karim i sur., 1997.; Wise i sur., 2004.). Budući da je PS II smješten na tilakoidnim membranama, uslijed toplinskog stresa cijeli fotosintetski sustav je usporen te može doći i do prekida fotosinteze. Također, dolazi do denaturacije proteina i enzima te povećanja fluidnosti membrane (Wahid, 2007.).

Dekov (2000.) je istraživao utjecaj toplinskog stresa na fotosintezu kukuruza i suncokreta te utvrdio da pri visokim temperaturama dolazi do oštećenja i smanjenja broja grana i tilakoida te narušavanja ovojnice kloroplasta, uslijed čega dolazi do smanjenja fotosintetske učinkovitosti. Također, pri visokim temperaturama dolazi do reducirane biosinteze klorofila (Efeoglu i Terzioglu, 2009.) i to je prvi proces koji se javlja pri povišenim temperaturama. Do smanjenja akumulacije klorofila dolazi zbog inhibicije biosinteze klorofila koja se javlja kao posljedica uništenja brojnih enzima uključenih u mehanizam biosinteze klorofila (Dutta i sur., 2009.).

Nepovoljni učinci toplinskog stresa mogu se ublažiti selekcijom kultivara s poboljšanom termotolerancijom pa je iz tih razloga razumijevanje fizioloških odgovora biljaka na visoke temperature i njihova adaptacija od presudnog značaja za proizvodnju.

1.2. Fotosinteza

Fotosinteza je proces kojeg čini niz reakcija oksidacije i redukcije kojima se energija Sunčeva zračenja pretvara u kemijsku energiju pohranjenu u organskim molekulama.

Proces fotosinteze sastoji se od primarnih i sekundarnih reakcija. U primarnoj reakciji ili svjetlosnoj reakciji, svjetlosna energija se pretvara u kemijsku energiju pohranjenu u obliku ATP i NADPH, te se proizvodi kisik koji se otpušta u atmosferu. Sekundarne reakcije (Calvin-Bensonov ciklus) odvijaju se i na svjetlosti i u tami. U njima pomoću ATP-a i NADPH stvorenih u svjetloj fazi sintetiziraju se organske tvari asimilacijom CO₂.

1.2.1. Struktura kloroplasta i pigmenata

Fotosinteza viših biljaka se odvija u kloroplastima. Kloroplasti su plastidi ovalnog oblika, duljine 5-10 μm, smješteni u biljnim organima koji su izloženi svjetlosti, odnosno nadzemnim dijelovima biljaka. Kloroplast je okružen dvjema biomembranama: unutarnjom i vanjskom, između kojih je međumembranski prostor. Unutrašnjost kloroplasta je ispunjena tekućim matriksom koji se naziva stroma (Lodish i sur., 2003.; Lawlor i sur., 1995.; Pevalek i Kozlina, 2003.). Unutar strome smješten je tilakoidni sustav, molekule DNA, RNA, plastoglobuli, ribosomi, enzimi i različiti metaboliti. Tilakoidi su membranske strukture i razlikujemo grana tilakoide i stroma tilakoide. Grana tilakoidi su posloženi jedan iznad drugog formirajući granuume. Stroma tilakoidi protežu se kroz stromu povezujući granuume (Alberts i sur., 2002.). Tilakoidne biomembrane odjeljuju tilakoidni prostor od strome. Prema tome, kloroplasti imaju tri različite biomembrane: vanjsku, unutarnju i tilakoidnu.

U grana tilakoidima nalazi se fotosustav II dok su fotosustav I i ATP sintaza smješteni u stroma tilakoidima i rubnim dijelovima granuuma. Citokrom *b6f* je smješten i u stroma tilakoidima i u grana tilakoidima (Pevalek-Kozlina, 2003.; Deker i Boekema, 2005.).

Svjetlosne reakcije fotosinteze poput pretvorbe svjetlosne u kemijsku energiju, transport elektrona i stvaranje protonskog gradijenta odvijaju se na tilakoidnim membranama. Sekundarne reakcije fotosinteze se odvijaju u stromi kloroplasta gdje su smješteni enzimi neophodni za vezanje CO₂ u molekule šećera.

Najvažnije komponente kloroplasta su fotosintetski pigmenti smješteni u grana i stroma tilakoidima kloroplasta. Njihova funkcija je apsorpcija svjetlosti, prijenos pobuđene energije do reakcijskih centara, stabilizacija fotosintetskog aparata i disipacija suviška apsorbirane svjetlosne energije u obliku topline. Za fotosintezu viših biljaka značajni su klorofili i karotenoidi. Ključna molekula za apsorpciju svjetlosti u procesu fotosinteze je klorofil a (Chl a).

Klorofil *a* apsorbira svjetlost valnih duljina 430 i 662 nm (plavi i crveni dijelovi spektra). Klorofil *b* i karotenoidi se smatraju pomoćnim pigmentima. Klorofil *b* prenosi vlastitu pobudnu energiju na klorofil *a*, dok karotenoidi apsorbiraju svjetlosnu energiju valnih duljina koju ne mogu apsorbirati klorofil *a* i *b* (Pevalek i Kozlina, 2003.).

Molekula klorofila se sastoji od četiri pirolova prstena koja su povezana u porfirinski prsten. U centru porfirinskog prstena nalazi se atom magnezija koji je povezan s dušikovim atomima pirolovih prstena. Na pirolnim prstenovima nalaze se različite funkcionalne skupine kao što su vinilna, metilna, etilna, aldehidna (Dubravec i Regula, 1995.; Stryer, 1991.). Klorofil *a* i klorofil *b* međusobno se razlikuju po supstituentu na drugom pirolovom prstenu, odnosno kod klorofila *a* to je metilna skupina a kod klorofila *b* aldehidna skupina. Klorofil *b* se može prevesti u klorofil *a* u takozvanom klorofilnom ciklusu. Ova reakcija je važna za degradaciju klorofila, posebno za prilagodbu fotosustava u odgovoru na različiti svjetlosni režim, koja dovodi do promjene omjera klorofila *a* / *b* (Rüdiger, 2002.).

Karotenoidi su crveno, žuto ili narančasto obojeni pigmenti. Apsorbiraju valne duljine između 380 i 550 nm. Dijele se na dvije grupe: karoteni i ksantofili. Karoteni se sastoje od izopropenskih jedinica, a razlikuju se međusobno po konjugiranim dvostrukim vezama. Najrašireniji među njima je β karoten. Ksantofili su derivati karotena koji sadrže kisik (Denffer i Ziegler, 1982.) Karotenoidi imaju ograničeno sudjelovanje u prijenosu svjetlosne energije u tilakoidima. Imaju funkciju pomoćnih fotosintetskih pigmenta kao i zaštitnu funkciju. Oni sudjeluju u mehanizmima zaštite od svjetlosnog stresa.

Prekomjerna količina svjetlosti uzrokuje stvaranje tripletnog klorofila (3 Chl^*) koji može prenijeti energiju na O_2 i time prouzročiti nastanak singletnog kisika ($^1\text{O}_2$). Visoka reaktivnost $^1\text{O}_2$ može izazvati fotooksidacijska oštećenja (tj. peroksidaciju lipida). Kod suviška svjetlosti, ako je fotosintetski kapacitet premašen, biljke će razviti mehanizam zaštite tako da će povećati rasipanje energije u obliku topline. Energija pobuđenog klorofila prelazi na karotenoide, ali budući da pobuđeno stanje karotenoida ne sadrži dovoljno energije za nastajanje singletnog kisika, on se vraća u osnovno stanje i pri tome otpušta energiju u obliku topline (Pevalek-Kozlina, 2003.). Takvim mehanizmom se izbjegava stvaranje singletnog kisika koji uzrokuje oštećenja fotosintetskog aparata. Pri tome vrlo važnu ulogu ima ksantofilski ciklus koji se sastoji od tri ksantofila: violaksantin, anteraksantin i zeaksantin. Ksantofilski ciklus uključuje uklanjanje epoksi skupina iz ksantofila za stvaranje tzv. de-epoksiranog ksantofila. On se odvija u tilakoidnom lumenu, gdje se uz pomoć enzima violaksantin de-epoksidaze koji katalizira reakciju, događa de-epoksidacija violaksantina u zeaksantin što omogućava disipaciju ekscitacijske energije u obliku topline (Young i sur., 1997.; Demmig-Adams i Adams, 1996.).

1.2.2. Organizacija i funkcija fotosustava II

PSII se sastoji od oko 25 različitih proteinskih podjedinica uključenih u apsorpciju svjetlosne energije i regulaciju protoka energije. Njega čine dvije komponente: antena kompleks (LHCII) (engl. *light-harvesting*) i reakcijsko središte (RC). Antena kompleksi sadrže stotine molekula pigmenata (klorofila *a*, *b* i karotenoida) koje apsorbiraju fotone svjetlosti i transportiraju pobuđenu energiju do reakcijskog središta. Smatra se da PSII i antena kompleksi sadrže 200-300 molekula klorofila, ovisno o okolišnim uvjetima (Dekker i Boekema, 2005.). Fotosustav II je organiziran u obliku dimera gdje svaki monomer sadrži oko 20 proteinskih podjedinica, 35 molekula klorofila i 11 molekula karotenoida, preko 20 lipida i 2 molekule plastokinona (Ferreira i sur., 2004.; Umena i sur., 2011.). Antena sustavi su građeni od unutrašnjih antena i vanjskih (perifernih) antena. Vanjske antene se sastoje od nekoliko glavnih proteinskih jedinica (LHCB1, LHCB2 i LHCB3) i građene su kao trimeri koji vežu klorofil *a* i *b*. Tri manja monomerna kompleksa CP24, CP26, i CP29 koja vežu oba klorofila i karotenoide predstavljaju unutarnje antene PSII (Barros i Kuhlbrandt, 2009.; Bassi i sur., 1993.).

Reakcijsko središte PSII građeno je od nekoliko proteinskih podjedinica i kofaktora. Dvije transmembranske podjedinice D1 (PsbA) i D2 (PsbD) su heterodimerni proteini koji sadrže 4 molekule klorofila *a*, 2 molekule feofitina (Pheo) i dvije molekule plastokinona (Q_A , Q_B). Proteinski kompleksi CP47 i CP43 koji vežu molekule klorofila i β karotena okružuju reakcijsko središte (Barber i sur., 2000.). Oni zajedno s D1 i D2 podjedinicama, tri proteina: PsbO, PsbP i PsbQ te manganski klaster (Mn_4Ca) grade kompleks koji katalizira oksidaciju vode (engl. *oxygen-involving complex-OEC*) (Barber i Kuhlbrandt, 1999.). PS II također sadrži protein citokrom *b559* koji ima zaštitnu ulogu od fotooštećenja. PSII u reakcijskom središtu sadrži molekulu klorofila *a* koja apsorbira crvenu svjetlost valne duljine 680 nm (P680).

Uloga fotosustava II je da nadomjesti elektrone fotosustavu I nakon što je nastao NADPH. Fotosustav II pomoću svjetlosne energije katalizira prijenos elektrona s molekule vode na fotosustav I, te stvara gradijent protona. Elektroni se prenose s fotosustava II na fotosustav I preko citokrom *b₆f* kompleksa.

1.2.3. Organizacija i funkcija citokrom *b6f*

Citokrom *b6f* (Cyt *b6f*) je membranski proteinski kompleks koji djeluje kao poveznica u reakcijama fotosinteze između PSII i PSI (Cramer i sur., 1996.). Djeluje kao plastokinon-plastocijanin oksidoreduktaza i pridonosi stvaranju protonskog gradijenta koji se koristi za sintezu ATP (Clark i Hind, 1983.). Ovaj proteinski kompleks ima građu dimera a sastoji se od četiri velike i četiri male podjedinice. Četiri velike podjedinice su citokrom *b6*, citokrom *f*, Rieske–željezo sumporni protein i podjedinica VI, a četiri male podjedinice su PetG, PetL, PetM i PetN (Baniulis i sur., 2008.).

1.2.4. Organizacija i funkcija fotosustava I

PSI je membranski proteinski kompleks koji se sastoji od proteinskih podjedinica ugrađenih u tilakoidnu membranu. PS I apsorbira svjetlost i odgovoran je za prikupljanje elektrona koji reduciraju NADP^+ u NADPH. Funkcija PSI je prijenos elektrona sa plastocijanina (PC) na ferredoksin (Fd) (Bengis i Nelson, 1977.). Građen je od 19 proteinskih podjedinica, 168 molekula klorofila, dva filokvinona i tri klastera Fe_4S_4 i 5 karotenoida (Amuts i Nelson, 2007.; Jensen i sur., 2007.). Fotosustav I se sastoji od reakcijskog centra (RC) i antena kompleksa (LHCI). LHCI je građen od četiri različite LHCI podjedinice (Lhca1, Lhca2, Lhca3 i Lhca4) koje čine dva dimera i okružuju reakcijsko središte. RC se sastoji od 14 podjedinica od kojih su glavne dvije velike podjedinice PsaA i PsaB koje tvore heterodimer, te sadrži oko 100 molekula klorofila i 20 molekula β karotenoida (Amuts i Nelson, 2008.; Jensen i sur., 2007.). Fotosustav I (PS I) u reakcijskom središtu sadrži molekulu klorofila *a* koja apsorbira tamnocrvenu svjetlost valne duljine 700 nm (P700).

1.2.5. Struktura i funkcija ATP-sintaze

ATP-sintaza je enzim koji katalizira sintezu adenozin trifosfata (ATP) iz ADP i P_i . To je enzim koji se naziva kompleksom $\text{CF}_0\text{-CF}_1$ jer je podijeljen u dva funkcionalna dijela: CF_0 i CF_1 (Oster i Wang, 1999.). CF_0 je hidrofobna podjedinica ugrađena u membranu i ima ulogu u protoku protona kroz tilakoidnu membranu. CF_1 je sporedan membranski protein koji sadrži katalitičko mjesto za reverzibilnu sintezu ATP (Richter i sur., 2005.; Poetsch i sur., 2007.). CF_1 podjedinicu izgrađuju pet vrsta polipeptida (α_3 , β_3 , γ , δ i ϵ). F_0 podjedinica izgrađuje kanal za protone koji izgrađuje prsten od 10-14 c podjedinica. F_0 i F_1 podjedinice povezane su pomoću središnje $\gamma\epsilon$ osi i pomoću

vanjskog držača. Enzim je građen kao pokretni dio enzima, rotor i nepokretni dio enzima, stator. Rotor izgrađuju podjedinice c prstena te γ osovina, a stator, nepokretni dio enzima izgrađuju sve ostale podjedinice.

Prilikom prolaska elektrona kroz PS II, kompleks citokrom b_6f i feredoksin-NADP⁺-reduktazu stvara se protonski gradijent. Gradijent protona kroz tilakoidnu membranu stvara proton motornu silu koju ATP-sintaza u svijetloj reakciji fotosinteze pretvara u ATP, u procesu koji se zove fotofosforilacija (Berg i sur., 2013.).

Difuzijski gradijent koncentracije H⁺ je pokretačka snaga (proton-motorna sila) fotofosforilacije koja se objašnjava prema Mitchellovoj „*chemiosmotskoj teoriji*“. Proton motorna sila se sastoji od gradijenta pH i membranskog potencijala. Kada svjetlost dođe na tilakoidnu membranu, dolazi do fotolize vode. Plastokinon elektrone predaje citokromima, a protoni odlaze u unutrašnjost tilakoida gdje je pH=5,6, dok je u stromi pri svjetlosti pH=7,95. Uslijed razdvajanja naboja stvara se protonski gradijent. Protoni pri povratku prolaze kroz tilakoidne membrane koje su propusne za protone na onim mjestima gdje su ATP-aze. Protoni prolaze kroz uski prostor pri čemu se energija toka protona ugrađuje u ATP. Rotacijom podjedinice γ dolazi do strukturnih promjena u podjedinici β , uslijed čega dolazi do sinteze ATP-a i njegovog otpuštanja s enzima (Alberts i sur., 2002.; Allen, 2002.).

Mobilne komponente fotosintetskog elektronskog transporta su plastokinon (PQ), plastocijanin (PC) i feredoksin (Fd). Oni povezuju PSII, cyt b_6f , PSI i Fd-NADP⁺-oksidoreduktazu (FQR).

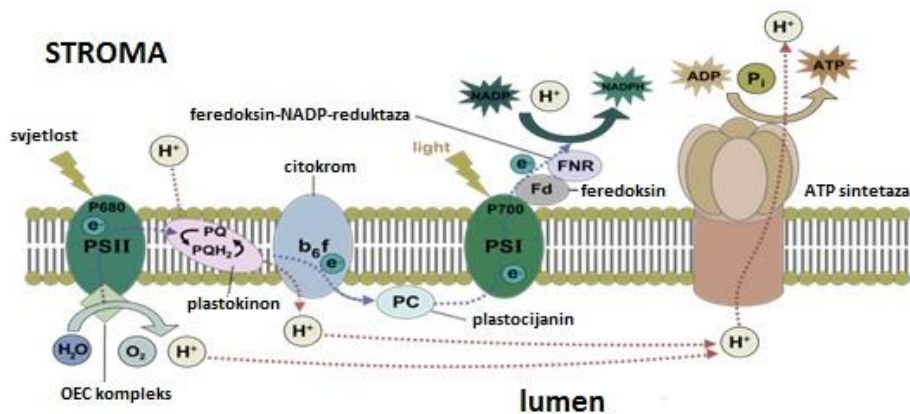
1.3. Fotosintetski prijenos elektrona

Fotosintetski prijenos elektrona ima dva toka: neciklički i ciklički elektronski transport. Necikličkim tokom elektrona nastaje ATP, NADP^+ se reducira u NADPH i oslobađa se kisik. U necikličkom transportu zajednički sudjeluju PS II i PS I uključujući plastokinon, plastocijanin i citokrom b_6f . U cikličkom transportu elektrona sudjeluje samo PS I. Ciklički elektronski transport ne proizvodi O_2 ni NADPH, on posreduje pri prijenosu elektrona iz strome u lumen i služi stvaranju dodatnog ATP-a.

1.3.1. Neciklički transport elektrona

Neciklički elektronski transport je glavni elektronski transport u kloroplastima viših biljaka koji započinje cijepanjem H_2O u kompleksu koji katalizira oksidaciju vode, (tzv.OEC) kompleks (Hillier i Babcook, 2001.). Antena kompleksi apsorbiraju svjetlost i prenose energiju do PSII gdje započinje neciklički transport elektrona u reakcijskom središtu klorofila (P680). Elektrone izbačene iz reakcijskog središta fotosustava II (P680) nadomještaju elektroni iz vode pri čemu se oslobađa kisik. P680 prenosi elektron do feofitina (Pheo) i postaje reducirani P680^+ . P680^+ je jaki oksidans koji uzima elektron iz Mn klastera u OEC kompleksu. To rezultira razdvajanjem dvije molekule H_2O na kisik, protone i elektrone, pri čemu su četiri elektrona donirana (P680^+) a četiri protona su oslobođena u lumen. Pheo najprije elektrone prenosi na čvrsto vezani plastokinon Q_A , a zatim na pokretni plastokinon Q_B . Dva protona iz strome kloroplasta se vežu na redukcijski Q_B i pri tome nastaje plastohidrokinon (PQH_2) (Barber, 1997.). Nakon redukcije, (PQH_2) postaje mobilni prenositelj elektrona koji slobodno prolazi kroz membranu i difundira do Cyt b_6f kompleksa gdje predaje elektron FeS proteinu na akceptorskoj strani kompleksa te dalje do Cyt f . Na plastokinonu se otpuštaju dva protona u lumen tilakoida, jedan elektron preko citokroma b_6f ide na (PC) i završava u NADP^+ a drugi se preko citokroma b_6f kroz „Q ciklus“ vraća na (PQ). Pri prijelazu protona iz strome u lumen stvara se protonski gradijent koji pokreće stvaranje ATP-a. Energizirani elektroni se transportnim lancem elektrona prenose do reakcijskog središta PSI (P700) pri čemu procesom necikličke fotosforilacije nastaje ATP. Završni korak u procesu je prijenos elektrona na feredoksin, što reducira NADP^+ u NADPH koji se koristi u Calvin-Benson ciklusu (Berg i sur., 2013.; Nurmi, 2014.) (Slika 2.).

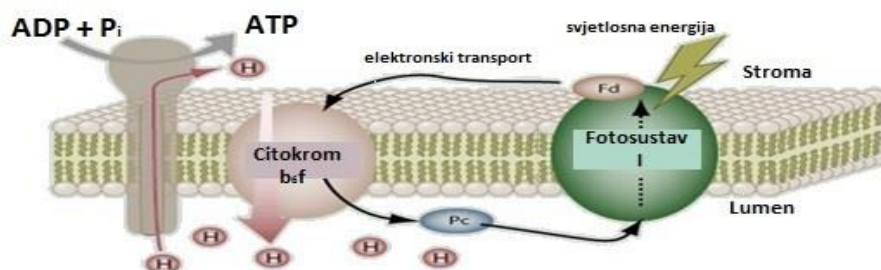
Prijenos elektrona s feredoksina na NADP^+ katalizira flavoenzim feredoksin: NADP^+ oksidoreduktaza (FNR). TROL je integralni protein tilakoidnih membrana koji sudjeluje u vezanju feredoksin: NADP^+ oksidoreduktaze (FNR) i održavanju necikličkog toka elektrona. Ukoliko je dinamika vezanja i otpuštanja FNR-a narušena dolazi do aktiviranja alternativnih puteva prijenosa elektrona, odnosno pseudo cikličkog toka. Vojta i sur. (2015.) su ustanovili da prilikom odsustva TROL-a dinamičko vezanje i otpuštanje FNR-a utječe na održavanje cikličkog prijenosa elektrona prije aktiviranja pseudo cikličkog toka.



Slika 2. Neciklički elektronski transport elektrona u fotosintezi (preuzeto sa <https://en.wikipedia.org/wiki/Photophosphorylation>)

1.3.2. Ciklički transport elektrona

Ciklički elektronski transport uključuje protok elektrona oko PSI. Ciklički prijenos elektrona je prisutan u određenim uvjetima kada je omjer NADPH prema NADP^+ visok, odnosno kada nema dovoljno NADP^+ za prihvaćanje elektrona od reducirane molekule feredoksina. Elektroni iz reakcijskog središta PSI transportiraju se od feredoksina do (PQ) uz pomoć feredoksin-kinon oksidoreduktaze (FQR) (Cleland i Bendall, 1992.). Ponovna oksidacija (PQ) se događa preko cyt b_6f , koji reducira plastocijanin (PC), a on se ponovo oksidira dajući elektron na P700. Ciklus je završen kada (PC) vrati elektron reakcijskom središtu PSI. Elektroni prolaze kroz transportni lanac elektrona do PSI i pri tom kretanju njihova oslobođena energija pokreće protonsku crpku tj. sintezu ATP-a (ciklička fotofosforilacija) (Berg i sur., 2013.) (Slika 3.).



Slika 3. Ciklički elektronski transport elektrona u fotosintezi (preuzeto sa <http://hyperphysics.phy-astr.gsu.edu/hbase/biology/etcyc.html>)

1.4. Fluorescencija klorofila *a*

Fluorescencija klorofila *a* predstavlja mali dio disipacijske energije fotosintetskog mehanizma koji nam daje informaciju o strukturi i funkciji elektronskog transporta (Strasser i sur, 2004.). Samo 1 do 2 % od ukupne apsorbirane svjetlosti emitira se u obliku fluorescencije klorofila *a*.

Svjetlosna energija koju apsorbiraju molekule klorofila može se iskoristiti na tri načina: u procesu fotosinteze, termalnom disipacijom i disipacijom ekscitacijske energije u obliku fotona. Budući da su ta tri procesa međusobno kompetitivna, mjerenjem fluorescencije klorofila *a* mogu se dobiti informacije o fotosintetskoj učinkovitosti i termalnoj disipaciji (Maxwell i Johnson, 2000.).

Brzi porast fluorescencije se mjeri pri visokoj količini svjetlosti ($3000 \mu\text{mol fotona m}^{-2}\text{s}^{-1}$), a promjene se prate tijekom 1 sekunde. Kada je fotosintetski uzorak prilagođen tami događaju se promjene u intenzitetu fluorescencije klorofila *a*. Te promjene su poznate kao „Kautsky effect“ (Strauss i sur., 2006.). Tada je prinos fluorescencije minimalan (F_0). Nakon osvjetljavanja fotosintetskog uzorka, dolazi do zatvaranja svih reakcijskih središta i intenzitet fotosinteze naglo raste, odnosno fluorescencija dostiže maksimalnu vrijednost (F_m) (Strasser i sur., 2004.). Razlika između

maksimalnog (F_m) i minimalnog (F_0) intenziteta fluorescencije naziva se varijabilna fluorescencija (F_v). Omjerom varijabilne fluorescencije i maksimalnog intenziteta fluorescencije izračunava se maksimalni kvantni prinos fotosustava II (F_v/F_m).

Maksimalni kvantni prinos fotosustava II PSII (F_v/F_m) i indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) su glavni parametri učinkovitosti fotosinteze koja se mijenja pod utjecajem stresnih čimbenika. F_v/F_m pokazao se kao slabo osjetljiv parametar prilikom detekcije stresa kod biljaka za razliku od indeksa fotosintetske učinkovitosti (engl. "*Performance Index*", PI_{ABS}) koji je vrlo osjetljiv i može detektirati stres prije pojave vidljivih simptoma (Christen i sur., 2007.). Vrijednosti F_v/F_m mjerene na biljkama koje nisu pod stresom kreću se od 0.75-0.85. Pod utjecajem okolišnog stresa kao što su temperatura i suvišak svjetlosti ta vrijednost se smanjuje (Krause i Weis, 1991.).

Porast fluorescencije se sastoji od nekoliko stupnjeva koji se označavaju različitim slovima. Započinje sa O (inicijalni stupanj - intenzitet fluorescencije nakon 50 μ s) a završava sa P (maksimalna fluorescencija - F_m). Između se nalaze stupanj J (intenzitet fluorescencije nakon 2 ms) i I (intenzitet fluorescencije nakon 30 ms) (Toth, 2006.).

JIP test (Strasser i Strasser, 1995.) nam indirektno daje podatke o strukturi i funkciji fotosintetskog aparata, uglavnom PS II. On se temelji na teoriji protoka energije kroz tilakoidne biomembrane, a izmjerene varijable objašnjavaju protok energije kroz PSII. Parametri koji se izračunavaju pomoću JIP testa poput, apsorpcije svjetlosti, hvatanja ekscitona („*trapping-a*“), disipacije suviška apsorbirane svjetlosne energije i elektronskog transporta mogu se izraziti po aktivnom reakcijskom središtu (RC) ili po ekscitiranoj površini (CS).

Fotosinteza je proces koji je izrazito osjetljiv na stresne okolišne uvjete i često je pod tim uvjetima inhibirana (Chen i Cheng, 2009.). Mjerenje fluorescencije klorofila koristi se za detekciju promjena u organizaciji i funkcioniranju PSII uslijed stresa (Yamane i sur., 2000.). Iz tih razloga fluorescencija klorofila se zadnjih godina intenzivno koristi u fiziološkim i ekofiziološkim istraživanjima biljaka. Općenito, fluorescencija klorofila je metoda koja je naširoko prihvaćena za proučavanje abiotskog stresa kod mnogih biljnih vrsta (Woo i sur., 2008.; Martinazzo i sur., 2012.; Viljevac i sur., 2013.; Lepeduš i sur., 2012.; Šimić i sur., 2014.; Flexas i sur., 2002.).

1.4.1. Fotoinhibicija

Kada su biljke duže vrijeme izložene višoj količini svjetlosti nego što se može iskoristiti tada dolazi do inhibicije fotosinteze, odnosno do procesa koji se naziva fotoinhibicija. Visoka količina svjetlosti uzrokuje nagli pad aktivnosti PS II (Powles, 1984.) i smatra se glavnim uzrokom oštećenja fotosintetskog aparata i njegove inaktivacije (Kanervo, 2005.).

Fotoinhibicija se odvija uslijed djelovanja vidljive svjetlosti (400-700) i ultraljubičaste svjetlosti (UV) (220-400 nm), iako je UV svjetlost puno efikasnija u induciranju fotoinhibicije od vidljive svjetlosti (Renger i sur., 1989.). Fotoinhibicija može ograničavati fotosintetsku aktivnost, njen rast i produktivnost kontinuirano ili prolazno što odgovara kroničnoj ili dinamičkoj fotoinhibiciji (Adams i sur., 2013.). Dinamička fotoinhibicija je kratkoročni, reverzibilni regulatorni proces koji se povezuje uz disipaciju suviška prekomjerne svjetlosti. Kronična je spori, reverzibilni proces nastao uslijed dužeg izlaganja prekomjerne količine svjetlosti u uvjetima okolišnog stresa i povezuje se s oštećenjem i popravkom D1 proteina (Osmond i Grace, 1995.; Werner i sur., 2002.). Za mjerenje stupnja fotoinhibicije potrebno je utvrditi ravnotežu između fotooštećenja i popravka (Murata i sur., 2007.).

Postoji više hipoteza o mehanizmu fotoinhibicije. Jedna od hipoteza je da se oštećenje PSII odvija u dva koraka: prvi korak je destrukcija Mn_4CaO_5 i drugi korak je inaktivacija fotokemijskog reakcijskog središta PSII (Ohnishi i sur., 2005.). Druga hipoteza je da nakupljanje viška energije u reakcijskim središtima i neučinkovitost elektrona na akceptorskoj strani PSII uzrokuje stvaranje tripletnog P680 koji reagira sa kisikom i formira ROS koji uzrokuje oštećenja (Vass i sur., 1992.). Treća hipoteza je da oštećenje reakcijskog središta PSII uzrokuje ROS koji inhibira oporavak PSII, posebno sintezu D1 proteina (Nishiyama i sur., 2001.).

Protein D1 je izrazito osjetljiv na fotoksidaciju, čak i kod niskog intenziteta svjetlosti. Kod osvjetljenja visokog intenziteta, intenzitet oštećenja se odvija brzo pa je stoga potreban i brzi oporavak za održavanje aktivnosti PSII (Ohad i sur., 1984.). Oporavak PSII je proces koji se odvija u nekoliko faza, a ključnu ulogu u njegovom oporavku ima protein D1 koji se mora sintetizirati i ugraditi u tilakoidnu membranu. Kapacitet izmjene D1 proteina je ključni fiziološki uvjet važan u stvaranju tolerancije na fotoinhibiciju. Proces oporavka uključuje: proteolitičku razgradnju D1 proteina, sintezu prekursora pre-D1, ugrađivanje novo sintetiziranog D1 proteina u tilakoidnu membranu, kao i sklapanje ostalih proteina PSII.

U prirodnim uvjetima svjetlosni stres se javlja kada je stopa fotoinhibicije veća od stope popravka (Anderson i Aro, 2001.; Tyystjarvi, 2008.), odnosno kada je prilikom povećanog sunčevog zračenja proces zamjene D1 proteina sporiji od brzine oštećenja, ukupni kvantni prinos (F_v/F_m) opada i dolazi do fotoinhibicije (Aro i sur., 1993.).

Biljke su u prirodnom okruženju izložene istovremeno višestrukim stresnim uvjetima među kojima su visoke temperature i suvišak svjetlosti okolišni čimbenici koji su uglavnom u kombinaciji tijekom ljetnih dana. Učinci visoke temperature na F_v/F_m su puno intenzivniji kada su biljke izložene kombinaciji visoke temperature i visoke količine svjetlosti. Janka (2013) je proučavanjem fotosinteze na listovima krizantema utvrdio da se F_v/F_m znatno smanjio pri visokim temperaturama (iznad 32°C) i visokoj količini svjetlosti te da je u takvim uvjetima došlo do fotoinhibicije.

Pri visokim temperaturama tipična OJIP krivulja mjenja svoj oblik u OKJIP krivulju, odnosno između 200 i 300 μ s dolazi do pojave dodatnog K stupnja. Pojava ovog K stupnja povezuje se s oštećenjem donorske strane PS II uslijed djelovanja toplinskog stresa. U prijašnjim istraživanjima nekoliko autora je izvjestilo o pojavi K stupnja uslijed djelovanja toplinskog stresa na grašak (Srivastava, 1997.), rižu (Kouril, 2004.) i rajčicu (Zushi, 2012.).

1.4.2. Mehanizmi zaštite fotosintetskog aparata od suviška svjetlosti

Ukoliko pigmenti apsorbiraju svjetlosnu energiju ne iskoriste za fotokemijske reakcije, svjetlost može biti vrlo štetna za fotosintetske procese. Stoga su biljke razvile različite mehanizme kako bi se zaštitile od suviška svjetlosti (Demmig-Adams i Adams, 1996.; Niyogi, 1999.).

Kao prilagodbu na okolišne uvjete u kojima se nalaze, biljke su sposobne podešavati protok elektrona u fotokemijskim reakcijama. Pri nižem intenzitetu svjetlosti većina ekscitirane energije se iskoristi u procesu fotosinteze a samo mali postotak energije se emitira u obliku fluorescencije (Gruszecki i sur., 2006.; Lazar, 2006.). Kada se intenzitet svjetlosti povećava, veći dio ekscitirane energije se otpušta ne-fotokemijski i prinos fotokemijskog "quenchinga" se smanjuje (Demmig-Adams i sur., 1996.). Raspodjela ove tri energije je fleksibilna i varira ovisno o okolinskim prilikama u kojima se biljka nalazi (Krause i Weis, 1991.; Kramer i sur., 2004.). Jedan od načina zaštite je disipacija ekscitirane energije molekule Chl *a* iz PSII u obliku topline, što se naziva ne-fotokemijskim gašenjem fluorescencije klorofila *a* (engl. *NPQ-nonphotochemical quenching*) (Niyogi, 2000.; Szabó i sur., 2005.).

Ako biljke prilikom apsorpcije svjetlosti, apsorbirane fotone svjetlosti ne iskoriste u fotokemijskim procesima i ukoliko nedođe do disipacije, dolazi do stvaranja ROS-a. Tijekom fotosinteze reakcijski centri PS I i PS II, te elektronski transportni lanac su glavni izvori ROS-a, odnosno ROS je neizbježan nusproizvod u fotosintezi (Asada, 2006.). Singletni kisik 1O_2 nastaje kao rezultat prijenosa pobuđene energije. Ako energija nije učinkovito iskorištena elektronski spinovi u pobuđenom stanju prevode klorofil u tripletno stanje ($^3Chl^*$) koji reagira s osnovnim stanjem kisika, 3O_2 pri čemu nastaje reaktivna molekula singletnog kisika 1O_2 . 1O_2 je izrazito reaktivna molekula koja štetno djeluje na cijeli fotosintetski aparat (Krieger-Liszkay, 2005.).

Superoksid anion O_2^- , vodikov peroksid H_2O_2 i hidroksilni radikali (OH) proizvedeni su kao rezultat fotosintetskog elektronskog transporta. U primarnim akceptorima PS I prijenosom elektrona, gdje reducirani feredoksini reduciraju molekule kisika, nastaju superoksidni radikali O_2^- . Superoksidni radikal O_2^- je srednje reaktivna i kratko živa molekula (2-4 μs) te je podložna brzom dismutaciji u vodikov peroksid H_2O_2 . Nastajanje superoksidnog radikala O_2^- može pokrenuti stvaranje reaktivnijih ROS-a kao što su hidroksilni radikal (OH) i singletni kisik (1O_2) (Pospišil, 2009, 2012.). Vodikov peroksid je umjereno reaktivna molekula, ona je najstabilniji ROS s relativno dugim vremenom poluraspada (1 ms). U biljnim stanicama ima dvostruku ulogu: pri niskim koncentracijama je koristan jer djeluje kao regulatorni signal za bitne fiziološke funkcije poput starenja (Peng i sur., 2005.), fotosinteze i fotorespiracije (Noctor i sur., 2002.), staničnog ciklusa i rasta i razvoja (Tanou i sur., 2009.) dok pri visokim koncentracijama djeluje štetno na stanice te dovodi do njene smrti (Sharma i sur., 2012.).

Najreaktivnije kemijske vrste su hidroksilni radikali (OH) koji nastaju reakcijom vodikovog peroksida i superoksidnog radikala u prisutnosti malih količina iona željeza (Fe^{2+} , Fe^{3+}) pri neutralnom pH, a uzrokuju oksidacijska oštećenja na dijelovima kloroplasta (Asada, 1999.). Hidroksilni radikali (OH) mogu inicirati lipidnu peroksidaciju, oštetiti DNA, proteine i druge molekule (Sharma i sur., 2012.).

Kod suviška svjetlosti kada jačina svjetlosti premašuje kapacitet fotosintetskog aparata za proces fotosinteze, proizvodnja ROS-a se ubrzava i povišena razina ROS-a dovodi do oksidacijskog stresa, odnosno fotoksidacijskog oštećenja na fotosintetskom aparatu i drugim dijelovima stanice (Mittler, 2002.). Razina štetnog ROS-a može biti smanjena pomoću antioksidacijskog sustava koji obuhvaća antioksidativne enzime (superoksid-dismutaza, askorbat-peroksidaza, glutation-reduktaza, gvajakol-peroksidaza i katalaza) i antioksidativne molekule (glutacion, askorbinska kiselina, tokoferol i karotenoidi (Arora i sur., 2002.; Krieger-Liszkay i Trebst, 2006.).

Važnu ulogu u sprječavanju stvaranja ROS-a imaju karotenoidi (Seely, 1978.; Di Valentin i sur., 2009.). Karotenoidi djeluju kao "gasitelji" singletnog kisika (povratak kisika u osnovno stanje) pri čemu nastaje ekscitirani tripletni oblik karotenoida koji preuzima suvišak energije od tripletnog klorofila i otpušta ga u obliku topline.

Biljke su razvile i različite fizičke mehanizme obrane od svjetlosnog stresa poput: pomicanja listova kako bi se zaštitile i izbjegle direktno osvjetljenje (Öquist i Huner 1991.; Jiang i sur., 2006.) ili pomicanja kloroplasta (Wada i sur., 2003.). Pri slabom intenzitetu svjetlosti kloroplasti su smješteni okomito na smjer upada svjetlosti, dok se pri visokom intenzitetu svjetlosti smještaju suprotno te se na taj način sprječava oštećenje fotosintetskog aparata.

1.5. Cilj i hipoteza istraživanja

1.5.1. Ciljevi istraživanja

Biljke se u prirodnom okruženju nalaze pod utjecajem različitih stresnih čimbenika koji uzrokuju promjene u fiziološkim, biokemijskim i molekularnim procesima. Fotosinteza je kao glavni biološki proces na Zemlji također regulirana utjecajem okolišnih čimbenika. Uslijed toga biljke su razvile odgovarajuće stanične i molekularne mehanizme prilagodbe različitim stresnim uvjetima okoline.

Cilj ovog istraživanja je:

- utvrditi razlike u fotosintetskoj učinkovitosti između odabranih kultivara jabuke;
- istražiti mehanizme regulacije učinkovitosti fotosintetskog aparata u uvjetima okolišnog stresa (povišena temperatura i suvišak svjetlosti) s posebnim naglaskom na učinkovitost fotosustava II kod različitih kultivara jabuke.

1.5.2. Hipoteza

Temeljem mjerenja fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) u 41 kultivaru jabuke izdvojeni su kultivari koji su pokazali najveće razlike u PI_{ABS} , kao i razlike u fotoinhibiciji fotosinteze u uvjetima okolišnog stresa (povišena temperatura i suvišak svjetlosti).

Na osnovu toga postavljene su hipoteze:

1. Odabrani kultivari koji rastu u jednakim vanjskim uvjetima razvit će različite fotosintetske mehanizme tolerancije stresa;
2. Kultivari s višom PI_{ABS} imati će veću sposobnost elektronskog transporta i nižu disipaciju suviška apsorbirane svjetlosne energije u odnosu na kultivare s nižom PI_{ABS} ;
3. Kultivari s nižom PI_{ABS} imati će višu razinu lipidne peroksidacije što pokazuje njihovu slabiju toleranciju na istraživane uvjete okolišnog stresa.

2. Materijal i metode

2.1. Opis istraživanja

Istraživanje fotosintetske učinkovitosti različitih kultivara jabuke provedeno je u pokusnom nasadu Tovljač na Poljoprivrednom institutu Osijek (Slika 4.) (45°31'45,07"N18°45'39,33"E). Nasad je podignut 2010. s razmakom sadnje 3.5 x 0.8 m na vegetativnoj podlozi M9 (slabo bujna podloga koja se najčešće koristi za jabuku, posebno u intenzivnim nasadima u gustom sklopu). Uzgojni oblik je vretenasti grm. Tip tla pokusnog nasada je eutrični kambisol. Tlo je između redova zatravljeno, a prostor u redu održavan bez biljnog pokrivača - pomoću herbicida. Cijeli pokusni nasad nalazi se u sustavu integrirane proizvodnje, stoga je zaštita od bolesti i štetnika obavljana u skladu s propozicijama integrirane zaštite bilja. Prema Organizaciji za hranu i poljoprivredu (FAO) Ujedinjenih naroda, integrirana zaštita bilja predstavlja primjenu svih raspoloživih mjera zaštite bilja i drugih mjera koje sprječavaju razvoj populacija štetnih organizama, svodeći istovremeno na najmanju moguću razinu opasnosti po ljudsko zdravlje i okoliš. Voćnjak je navodnjavan sustavom kap po kap i natkriven je zaštitnim mrežama.

Istraživanje je vršeno tijekom tri vegetacijske sezone: 2013. u rujnu; 2014. godine u lipnju (04.06.), srpnju (07.07.) i kolovozu (12.08.); 2015. godine u lipnju (03.06.), srpnju (07.07.) i kolovozu (07.08.).

2013. godine izvršeno je preliminarno istraživanje na 20 kultivara i 21 klonu jabuke (Tablica 1.). Temeljem različitih morfoloških i fizioloških svojstava između kultivara te na osnovu mjerenih parametara (V_j , V_i , F_0 , F_m , RC/CS_0 , F_v/F_m , ABS/RC , TR_0/RC , ET_0/RC , DI_0/RC , RC/ABS , TR_0/DI_0 , $(ET_0/(TR_0-ET_0))$ i PI_{ABS}) za daljnja istraživanja izabrana su četiri klona: Jonagold Novajo, Golden Delicious Klon B, Red Chief Camspur, Gala Galaxy i jedan kultivar Gold Rush.

Svi kultivari su posađeni 2010. godine na razmaku 3,5 x 0,8 m, cijepljeni su na vegetativnoj podlozi M9. To je slabo bujna podloga koja se najčešće koristi za jabuku, posebno u intenzivnim nasadima u gustom sklopu. Uzgojni oblik bio je vretenasti grm. Tlo između redova je bilo zatravljeno, a prostor u redu održavan je bez biljnog pokrivača uz pomoć herbicida. Cijeli pokusni nasad nalazi se u sustavu integrirane proizvodnje, stoga je zaštita od bolesti i štetnika obavljana u skladu s propozicijama integrirane zaštite bilja. Prema Organizaciji za hranu i poljoprivredu (FAO) Ujedinjenih naroda, integrirana zaštita bilja predstavlja primjenu svih raspoloživih mjera zaštite bilja i drugih mjera koje sprječavaju razvoj populacija štetnih organizama, svodeći istovremeno na najmanju moguću razinu opasnosti po ljudsko zdravlje i okoliš. Voćnjak je navodnjavan cijevima kap po kap i natkriven je zaštitnim mrežama.

Za svaki kultivar izabrano je 10 ujednačenih stabala. Istraživanje je obuhvaćalo: mjerenje polifaznog rasta fluorescencije klorofila *a* prije podne (8-9 h) i poslije podne (13-14 h), spektrofotometrijsko određivanje fotosintetskih pigmenata, spektrofotometrijsko određivanje razine peroksidacije lipida i utvrđivanje priroda po stablu.



Slika 4. Pokusni nasad

Tablica 1. Kultivari i klonovi na kojima je izvršeno preliminarno istraživanje 2013. godine

KULTIVAR	KLON
Bellida	
Braeburn	Braeburn Helena, Braeburn Rossabel
Gala	Buckey Gala, G. Brookfield, G. Galaxy, G.Mitchgla, G.Must, G.Royal Beauty, G.Schniga
Crimson Crisp	
Elshof	
Fuji	Fuji Aztec, Fuji Kiku, Fuji September
Gold Rush	
Golden Orange	
Golden Delicious	Klon B
Goldlane	
Granny Smith	
Idared	Red Idared
Jonagold	Jonagold Novajo, Wiltons Red Jonaprince
Mairac	
Moonlite	
Opal	
Cripps Pink	
Red Delicious	Jeromine, R.C.Campspur, Red Cap Valtod, S.C. Sandiage, Top Red
Redlane	
Red Elstar	
Sampion	
Santana	
Schneiwel	
Sirius	
Sun Light	
Valstar	

2.1.1. Mjerenje polifaznog rasta fluorescencije klorofila *a* i OJIP test

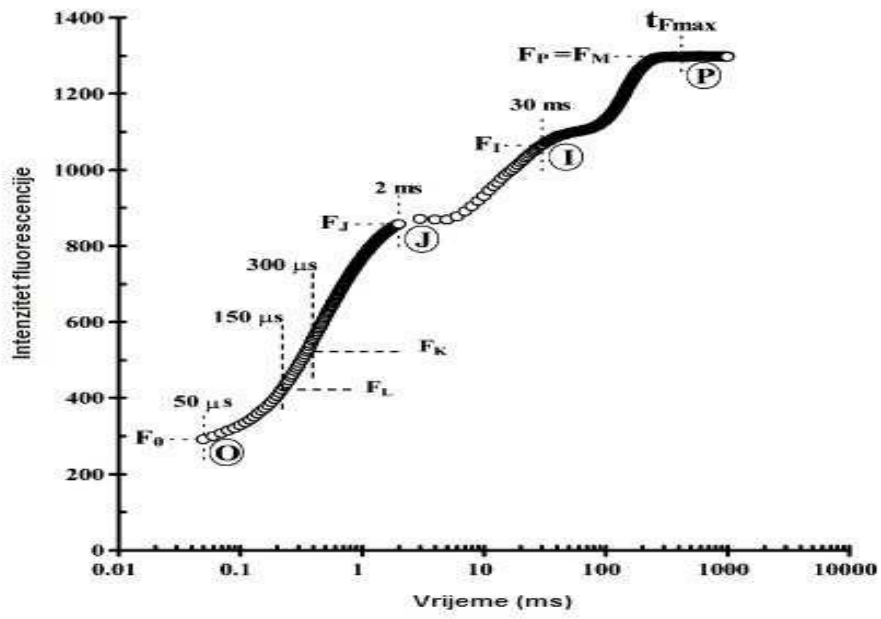
Na svakom kultivaru tijekom lipnja, srpnja i kolovoza mjerena je fluorescencija klorofila *a* prijepodne u vremenskom periodu od 8 h do 9 h i poslijepodne u vremenskom periodu od 13 h do 14 h. Fluorescencija klorofila *a* *in vivo* mjerena je sa uređajem Plant Efficiency Analyser (PEA Hansatech, Engleska). Tri dana prije početka svakog mjerenja s nasada su skinute zaštitne mreže. Mjerenje je vršeno uvijek s istočne strane stabala a za mjerenje i uzorkovanje listova izabrana su po dva lista sa svakog stabla i to 5. i 6. list na jednogodišnjoj mladici (Slika 5.).



Slika 5. Mladica sa listovima na kojoj je mjerena fluorescencija klorofila a

Listovi su pola sata prije mjerenja bili prilagođeni uvjetima tame uz pomoć posebnih plastičnih kopčica koje se stavljaju na list. Time je postignuto da plastokinon (Q_A), kao primarni akceptor elektrona bude u potpunosti oksidiran a reakcijska središta otvorena što je preduvjet za mjerenje minimalnog intenziteta fluorescencije (F_0). Pomoću uređaja Plant Efficiency Analyser (PEA) fluorescencija se inducira nakon čega se mjere promjene intenziteta fluorescencije tijekom 1s. Za indukciju se koristi crvena saturacijska svjetlost (650 nm , $3000 \mu\text{mol}_{\text{FOTONAM}}^{-2}\text{s}^{-1}$) uslijed čega dolazi do potpune redukcije vezanog plastokinona (Q_A) i zatvaranja svih reakcijskih središta, čime se postiže maksimalni intenzitet fluorescencije (F_m). Ovo mjerenje nam daje podatke o intenzitetu fluorescencije nakon $50 \mu\text{s}$ (F_0); $150 \mu\text{s}$; $300 \mu\text{s}$; 2ms (J stupanj); 30 ms (I stupanj) i 1s (F_m) (P stupanj); vremenu potrebnom da se postigne maksimalna fluorescencija (t_{max}) te površini iznad OJIP krivulje (Area) iz kojih se izračunavaju parametri OJIP testa (Tablica 2.).

Karakteristične promjene u intenzitetu fluorescencije klorofila a su prikazane pomoću OJIP krivulja na kojoj se vidi brzi porast intenziteta fluorescencije tijekom 1 s, nakon čega dolazi do pada fluorescencije. OJIP krivulja je prikazana na logaritamskoj vremenskoj skali gdje se mogu pratiti svi koraci u promjeni intenziteta fluorescencije klorofila a (Slika 6.).



Slika 6. Tipični OJIP porast fluorescencije prikazan na logaritamskoj vremenskoj skali (prilagođeno prema Strasser i sur., 2004.)

Tablica 2. Parametri dobiveni mjerenjem polifaznog rasta fluorescencije klorofila a i parametri OJIP testa

Parametar	Opis	Jednadžba
F_0	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)	
F_V	maksimalna varijabilna fluorescencija	$F_V = F_m - F_0$
T_{max}	vrijeme potrebno da se postigne F_m	
V_J	varijabilna fluorescencija na J stupnju	$V_J = (F_J - F_0) / (F_m - F_0)$
V_I	varijabilna fluorescencija na I stupnju	$V_I = (F_I - F_0) / (F_m - F_0)$
S_m	normalizirana komplementarna površina iznad OJIP krivulje	$AREA / (F_m - F_0)$
M_0	ukupna brzina zatvaranja	$RC(TR_0/RC) - (ET_0/RC)$ $= 4(F_{300\mu s} - F_0) / (F_m - F_0)$
N	prometni broj	$S_m \times [(dV/dt)_0] / V_J$
RC/CS_0	gustoća aktivnih reakcijskih središta	$F_V / F_m \times (V_J / M_0) \times$ ABS / CS_0
TR_0/ABS	maksimalni kvantni prinos fotosustava II	$[1 - (F_0 / F_m)] = F_V / F_m$
ET_0/ABS	kvantni prinos elektronskog transporta	$1 - (F_0 / F_m)$
ET_0/TR_0	učinkovitost kojom „uhvaćeni“ („trapped“) eksciton omogućava prijenos elektrona u elektron-transportnom lancu dalje od QA	$(1 - V_J)$
ABS/RC	apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu	$M_0 \times (1/V_J) \times [1/(F_V/F_m)]$
TR_0/RC	protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu	$M_0 \times (1/V_J)$
ET_0/RC	elektronski transport po aktivnom reakcijskom središtu	$M_0 \times (1/V_J) \times (1 - V_J)$
DI_0/RC	rasipanje po aktivnom reakcijskom središtu	$(ABS/RC) - (TR_0/RC)$
ABS/CS	apsorpcija po pobuđenoj površini	$ABS/CS_0 \approx F_0$
TR_0/CS	protok uhvaćenih fotona po pobuđenoj površini	$1 - (F_0 / F_m) \times F_0$
ET_0/CS_0	elektronski transport po pobuđenoj površini	$[1 - (F_0 / F_m)] \times (1 - V_J) \times F_0$
DI_0/SC_0	rasipanje po pobuđenoj površini	$(ABS/CS_0) - (TR_0/CS_0)$
PI_{ABS}	indeks fotosintetske učinkovitosti	$(RC/ABS) \times (TR_0/DI_0)$ $\times [ET_0 / (TR_0 - ET_0)]$
RC/ABS	omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila	$(RC/TR_0) \times (TR_0/ABS) =$ $[(F_J - F_0) / 4(F_{300\mu s} - F_0)] \times (F_V / F_m)$
TR_0/DI_0	omjer protok uhvaćenih fotona i rasipanje energije	F_V / F_0
$ET_0 / (TR_0 - ET_0)$	transport elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A	$(F_m - F_J) / (F_J - F_0)$

2.1.2. Spektrofotometrijsko određivanje fotosintetskih pigmenata

Za određivanje koncentracije fotosintetskih pigmenata upotrijebljen je skupni uzorak listova s odabranih stabala kultivara na kojima je mjerena fluorescencija. Listovi su usitnjeni škarama i macerirani u tekućem dušiku uz dodatak magnezijevog hidroksid karbonata ($MgHCO_3$).

Usitnjeno tkivo je prebačeno u prethodno označene i izvagane Eppendorf tubice te odvagano oko 0,10 g tkiva u 5 ponavljanja po uzorku. U svaku kivetu dodano je 1 mL hladnog apsolutnog acetona. Uzorci su „vorteksirani“ i ekstrahirani na ledu u trajanju 15 minuta te centrifugirani u trajanju od 10 minuta na 14 000 rpm pri 4°C. Supernatant je dekantiran u plastičnu epruvetu s čepom na navoj. Reekstrakcija taloga je ponovljena sedam puta po istom postupku dok tkivo nije potpuno izgubilo zelenu boju. Nakon spajanja supernatanata očitani su ukupni volumen i zabilježen.

Koncentracije fotosintetskih pigmenata, klorofila *a* (Chl *a*), klorofila *b* (Chl *b*) i ukupnih karotenoida (Car), određene su spektrofotometrijskim očitavanjem apsorbancije na valnim duljinama 661,6, 644,8 i 470 nm. Za slijepu probu korišten je aceton. Za izračun su korištene jednadžbe prema Lichtenthaleru (1987.):

$$\text{Chl } a = (11,24 \times A_{661,6} - 2,04 \times A_{644,8}) \times V / m \times 10^3;$$

$$\text{Chl } b = (20,13 \times A_{644,8} - 4,19 \times A_{661,6}) \times V / m \times 10^3;$$

$$\text{Chl } a + b = (7,05 \times A_{661,6} - 18,09 \times A_{644,8}) \times V / m \times 10^3;$$

gdje je:

Chl *a* – koncentracija klorofila *a* u mg/g svježe tvari uzorka ;

Chl *b* – koncentracija klorofila *b* u mg/g svježe tvari uzorka ;

Chl *a* + *b* – koncentracija ukupnog klorofila u mg/g svježe tvari uzorka ;

11,24; 2,04; 20,13; 4,19; 7,05; 18,09 – ekstinkcijski koeficijenti ;

A₄₇₀ – izmjerena apsorbancija na 470 nm ;

A_{644,8} – izmjerena apsorbancija na 644,8 nm ;

A_{661,6} – izmjerena apsorbancija na 661,6 nm ;

V – ukupni volumen ekstrakta fotosintetskih pigmenata u mililitrima (mL) ;

m – masa uzorka (svježa tvar) u gramima (g).

2.1.3. Spektrofotometrijsko određivanje peroksidacije lipida

Koncentracija produkata lipidne peroksidacije je određena tako da su u uzorku određeni produkti raspadanja lipida koji reagiraju s tiobarbiturnom kiselinom (TBARS) metodom po Verma i Dubey (2003.).

Za određivanje koncentracije produkata lipidne peroksidacije korišten je skupni uzorak listova odabranih kultivara na kojima je mjerena fluorescencija. Listovi su usitnjeni i macerirani u tekućem dušiku do finog praha. Odvagano je oko 0,2 g usitnjenog tkiva u Eppendorf tubice a zatim je tkivo ekstrahirano s 1mL 0,1% trikloroetane kiseline (TCA). Nakon centrifugiranja 10 minuta na 8000 rpm pri temperaturi od 4°C u kivetu s čepom na navoj odvojeno je 0,5 mL supernatanta i u to je dodano 1mL 0,5 % tiobarbiturne kiseline (TBA) u 20%-tnoj TCA. Uzorci su promućkani i zagrijavani u termo-bloku na 95°C u trajanju 30 minuta. Nakon toga su ohlađeni na ledu u trajanju od 15 minuta i centrifugirani pri 14000 rpm na 4°C tijekom 15 minuta. Dobiveni supernatant korišten je za spektrofotometrijsko određivanje koncentracije produkata lipidne peroksidacije očitavanjem apsorbancije na valnim duljinama od 532 i 600 nm. Slijepa proba je sadržavala od 1,5 mL 0,5% TBA u 20% TCA. Koncentracija produkata lipidne peroksidacije izračunata je pomoću molarnog ekstincijskog faktora $155 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ i izražena je u nM/g svježe tvari:

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

2.1.4. Praćenje klimatskih uvjeta

U Tablici 3. prikazani su klimatski podaci koji su se tijekom istraživanja (lipanj, srpanj i kolovoz 2014. i 2015. godine) prikupljali s meteorološke stanice CDA koja se nalazi na pokusnom nasadu Tovljač. Od meteoroloških podataka korišteni su slijedeći parametri: temperatura zraka (°C) i globalno zračenje (W/m^2) u vrijeme mjerenje fluorescencije.

Tablica 3. Klimatski podaci za 2014. i 2015. godinu

Mjesec	Lipanj				Srpanj				Kolovoz			
Mjerenje	Prijepodne		Poslijepodne		Prijepodne		Poslijepodne		Prijepodne		Poslijepodne	
Godina	2014.	2015.	2014.	2015.	2014.	2015.	2014.	2015.	2014.	2015.	2014.	2015.
Temperatura (°C)	21	20	24	27	28	29	32	35	23	28	29	36
Globalno zračenje (W/m^2)	705	408	925	925	492	437	699	876	346	425	817	818

2.1.5. Određivanje priroda

Sa svakog stabla pojedinog kutivara zasebno su ubrani plodovi u optimalnom roku berbe, a nakon vaganja je utvrđen prirodu po stablu vaganjem ubranih plodova.

2.2. Statistička obrada podataka

Za analizu podataka korištena je analiza varijance (ANOVA), gdje je mjesec u kojem je vršeno mjerenje bio okolina u jednoj godini. Dobivene vrijednosti su sistematizirane po mjesecima i godini. Za svako promatrano svojstvo po analiziranom kultivaru određena je srednja vrijednost po svakom stablu iz 20 ponavljanja. Faktori koji su korišteni pri statističkoj analizi podataka bili su: vrijeme analize (prije- i poslijepodne), kultivar i mjesec.

Rezultati parametara OJIP testa i osnovnih parametara fluorescencije klorofila *a* statistički su analizirani analizom varijance (ANOVA), a za utvrđivanje značajnosti razlike ovih parametara između kultivara i mjerenja prijepodne i poslijepodne korišten je *post hoc* LSD (engl. *Least Significant Difference*) test (na razini $p < 0,01$ i $p < 0,05$). Rezultati pojedinih parametara su prikazani grafički i pomoću dendrograma. Rezultati analize varijance i LSD testa su prikazani slovima (različita slova znače statistički značajnu razliku).

Rezultati koncentracija fotofotosintetskih pigmenata i lipidne peroksidacije su analizirani analizom varijance (ANOVA) a razlike između mjerenja prijepodne i poslijepodne za svaki kultivar kao i razlike među kultivarima su utvrđene *post hoc* LSD (engl. *Least Significant Difference*) testom (na razini $p < 0,01$, $p < 0,05$). Rezultati su prikazani grafički pomoću srednjih vrijednosti i slovima gdje različita slova predstavljaju statistički značajnu razliku.

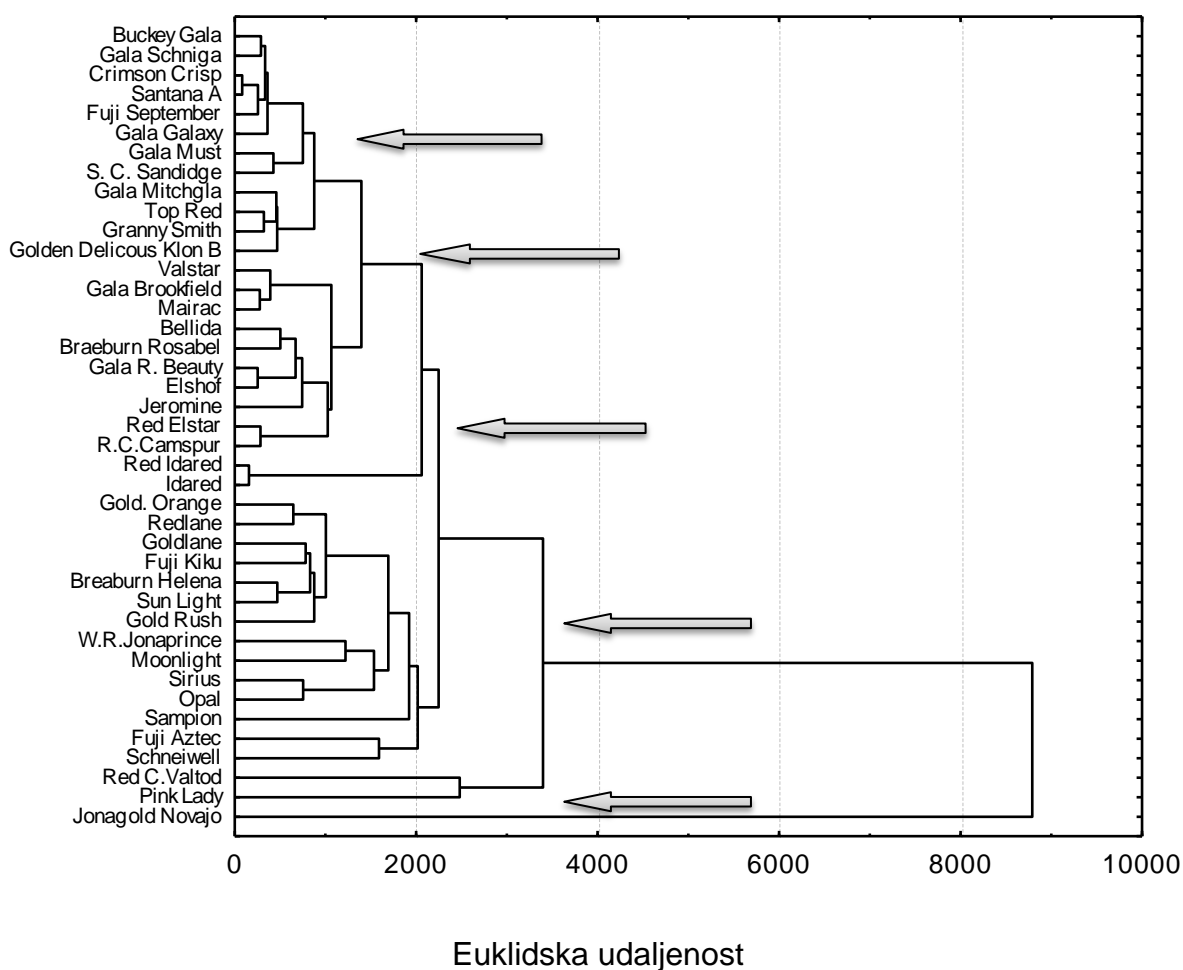
Prilikom statističkih analiza korišten je programski paket PLABSTAT, Verzija 3A, 2010 (Utz, 1995). Podaci su prikazani i pomoću dendrograma na osnovi Euklidske udaljenosti između mjerenih parametara pomoću programa Statistica 7.1. (StatSoft, Inc. 2005., USA).

3. Rezultati istraživanja

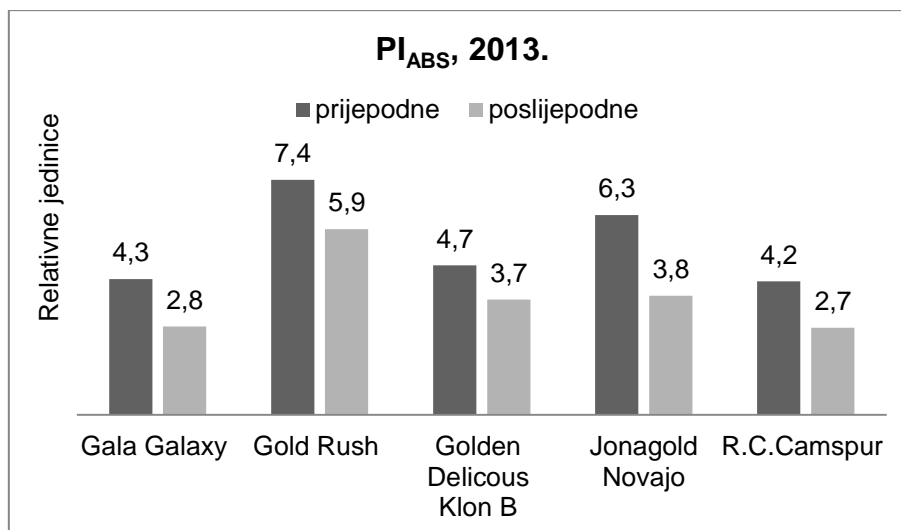
3.1. Fluorescencija klorofila *a*

3.1.1. Rezultati mjerenja fluorescencije na 41 genotipu jabuka

Tijekom 2013. godine fluorescencija klorofila *a* je mjerena na 41 genotipu jabuka, nakon čega je odabrano 4 klona i jedan kultivar za daljnja istraživanja. Pet genotipova izabrano je na osnovu njihovih morfoloških razlika (oblik, građa i veličina pojedinih organa jabuke) i razlika u fotosintetskoj učinkovitosti što je prikazano na Slici 7.A. Obzirom na sve mjerene parametre OJIP testa između 5 odabranih kultivara izdvojili su se kultivari Gold Rush, Jonagold Novajo i Golden Delicious Klon B s višom fotosintetskom učinkovitošću i kultivari Red Chief Camspur i Gala Galaxy s nižom fotosintetskom učinkovitošću (Slika 7.B).



Slika 7.A. Dendrogram za parametre OJIP testa izmjenjenog 2013. godine, na osnovu euklidske udaljenosti između 41 genotipa jabuka.



Slika 7.B. Srednje vrijednosti parametra (PI_{ABS}) izmjerene u 2013. godini na listovima pet kultivara jabuka odabranih za daljnja istraživanja

3.1.2. Intenzitet fluorescencije nakon 50 μ s (F_0)

Srednje vrijednosti sa standardnim pogreškama parametra intenzitet fluorescencije nakon 50 μ s (F_0) izmjerene u lipnju, srpnju, kolovozu 2014. i 2015. godine prikazane su u Tablici 26. u Prilogu. Iz Tablice 4.A vidljivo je da je analiza varijance za ovaj parametar pokazala statistički opravdan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, vremena mjerenja (prije i poslije podne), kultivara te interakcije: vrijeme mjerenja x kultivar, te kultivar x mjesec x vrijeme mjerenja u 2014. godini. ANOVA u 2015. godini je pokazala statistički značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca mjerenja, vremena mjerenja i interakcije kultivar x mjesec x vrijeme mjerenja (Tablica 4.B).

Tablica 4. Analiza varijance za parametar intenzitet fluorescencije nakon 50 μ s (F_0) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

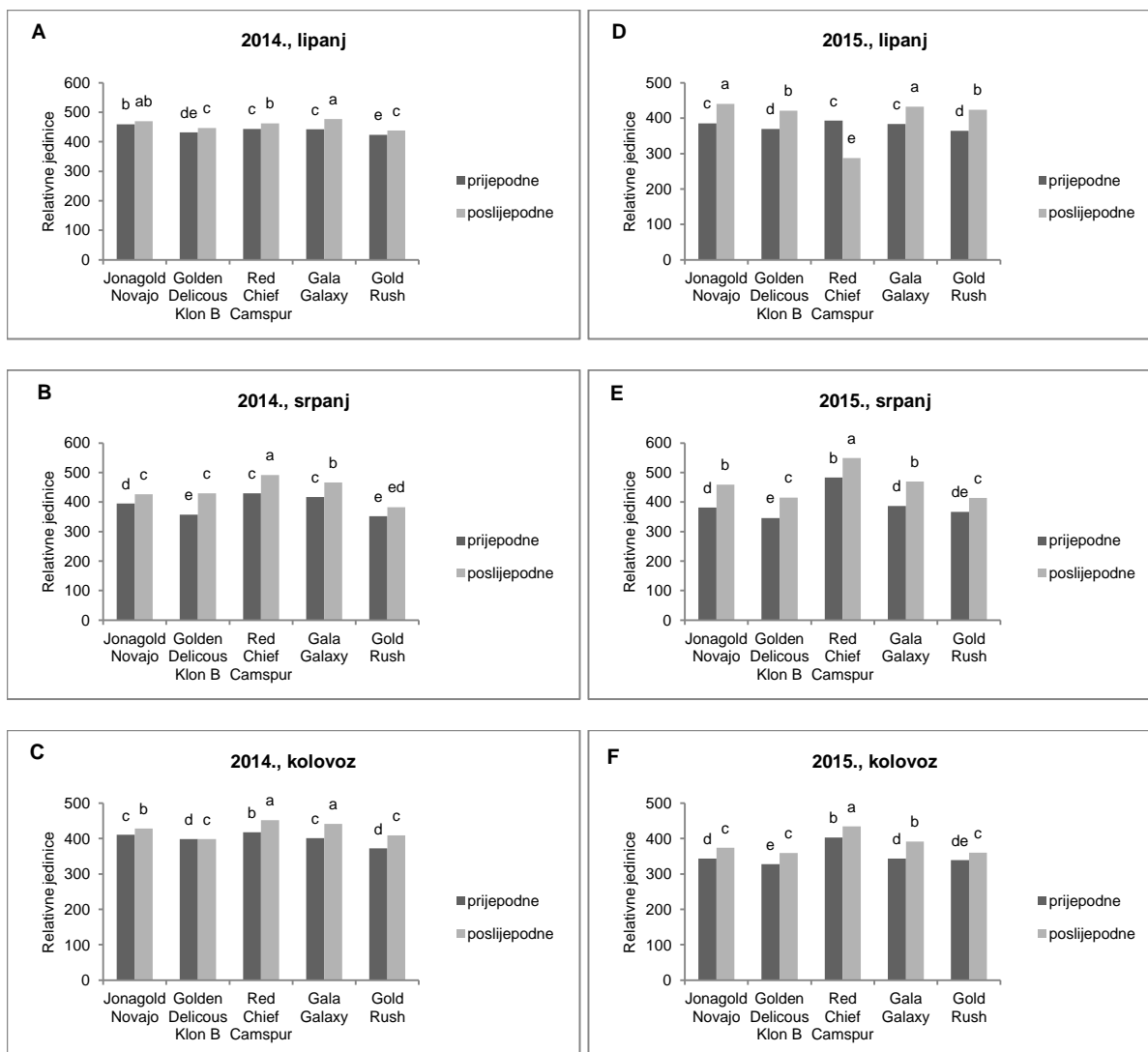
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	56,65**
Vrijeme mjerenja	1	115,99**
Kultivar	4	40,24**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	6,33**
Kultivar x Mjesec	8	6,11**
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,20
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	7,85

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	10,93**
Vrijeme mjerenja	1	14,99**
Kultivar	4	3,02
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	1,72
Kultivar x Mjesec	8	3,96*
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,17
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	47,19**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 8. Srednje vrijednosti parametra intenzitet fluorescencije nakon 50 μ s (F_0 stupanj) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=10,14), srpnju (B) (LSD=16,31), kolovozu (C) (LSD=12,14) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=11,59), srpnju (E) (LSD=24,96) i kolovozu (F) (LSD=14,77) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Na Slici 8.A, B, C, D, E i F prikazane su srednje vrijednosti i LSD test za parametar intenzitet fluorescencije nakon 50 μ s (F_0), promjene u mjeranju prijepodne i poslijepodne te razlike između kultivara za svaki mjesec posebno. Prosječna vrijednost parametra (F_0) u svim mjeranjima iznosila je 409,85, a vrijednosti su u poslijepodnevnom mjeranju rasle kod svih kultivara i kretale se od 287,5 (Slika 8.D) do 549,35 (Slika 8.E).

3.1.3. Maksimalni intenzitet fluorescencije (P stupanj) (F_m)

Srednje vrijednosti i standardne pogreške parametra maksimalni intenzitet fluorescencije (F_m) na listovima pet kultivara jabuke prikazane su u Tablici 27. u Prilogu. ANOVA za mjerenja u 2014. godini je pokazala da postoji statistički vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca mjerenja, vremena mjerenja te interakcija: vrijeme mjerenja x mjesec, kultivar x mjesec, kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec, kao i značajan utjecaj ($p < 0,05$) interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 5.A). U mjerenjima iz 2015. godine analizom varijance je utvrđena statistički vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) vremena mjerenja te interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec te interakcije vrijeme mjerenja x mjesec ($p < 0,05$) (Tablica 5.B).

Tablica 5. Analiza varijance za parametar maksimalni intenzitet fluorescencije (F_m) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prijevodne i poslijepodne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

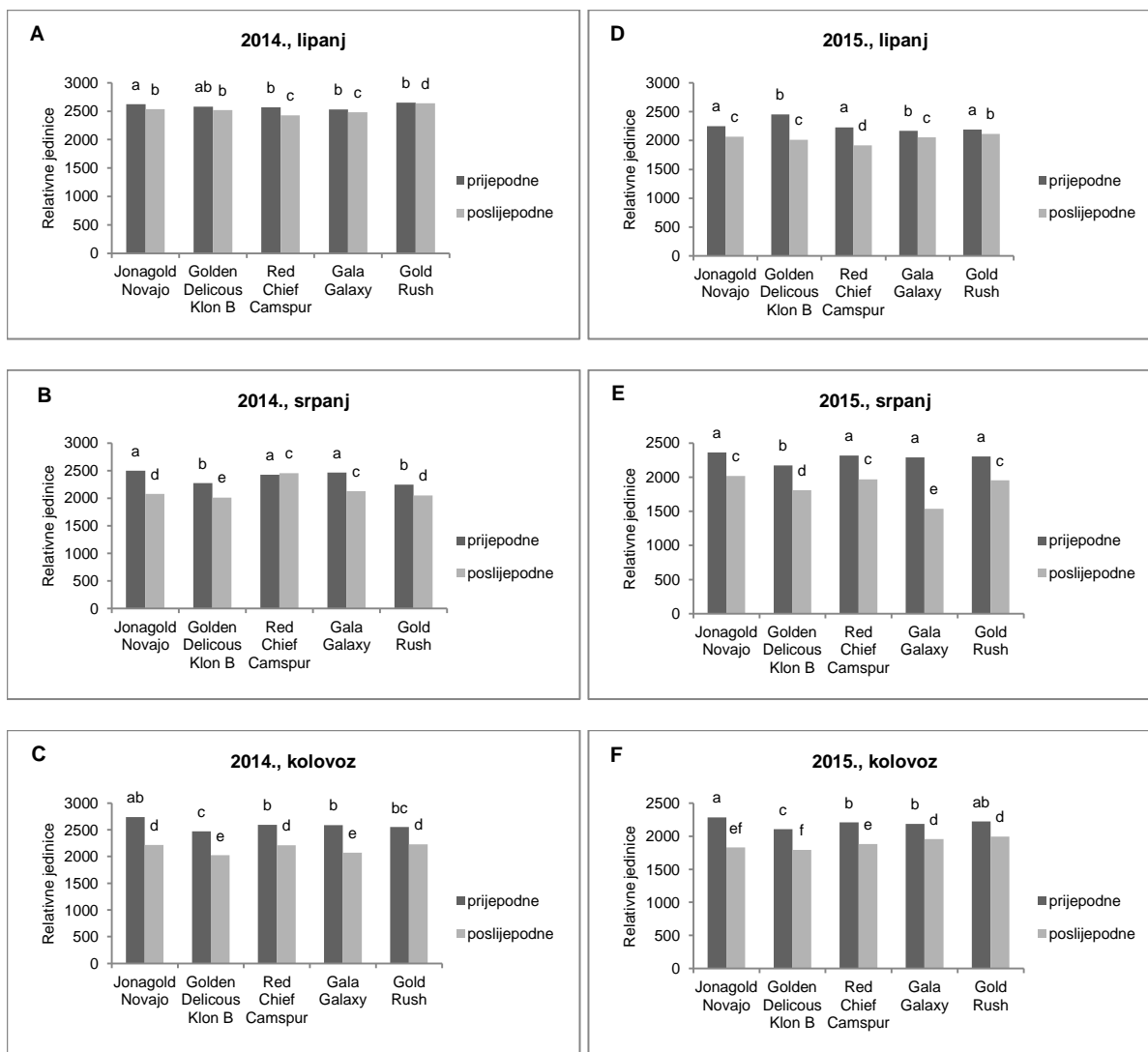
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	146,54**
Vrijeme mjerenja	1	303,25**
Kultivar	4	7,60*
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	51,39**
Kultivar x Mjesec	8	6,08**
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	2,86
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	6,48**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	1,77
Vrijeme mjerenja	1	75,96**
Kultivar	4	2,01
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	5,11*
Kultivar x Mjesec	8	1,14
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,54
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	34,57**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 9. Srednje vrijednosti parametra maksimalni intenzitet fluorescencije (P stupanj) (F_m) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=73,90), srpnju (B) (LSD=62,71), kolovozu (C) (LSD=81,41) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=63,67), srpnju (E) (LSD=82,33) i kolovozu (F) (LSD=63,90) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Slika 9.A, B, C, D, E i F prikazuje srednje vrijednosti parametra maksimalni intenzitet fluorescencije (F_m), njihove promjene u mjerenju prije i poslije žetve te razlike između pet kultivara jabuke za svaki mjesec posebno.

ANOVA i LSD test za svaki mjesec posebno su pokazali da se srednje vrijednosti parametra (F_m) u listovima različitih kultivara jabuka razlikuju i da postoji značajna razlika između srednjih vrijednosti ovog parametra u mjerenjima prije i poslije žetve u svakom mjesecu.

Prosječna srednja vrijednost ovog parametra u svim mjerenjima je iznosila 2232. Srednje vrijednosti parametra kretale su se od 1536 kod kultivara Gala Galaxy (Slika 9.E) do 2736 kod kultivara Jonagold Novajo (Slika 9.C).

U lipnju 2014. godine utvrđene su najviše vrijednosti ovog parametra kod svih kultivara sa srednjom prosječnom vrijednošću 2555 (Slika 9. A), dok su najniže vrijednosti utvrđene u kolovozu 2015. godine sa srednjom prosječnom vrijednošću 2063 (Slika 9.F).

3.1.4. Varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_j)

Srednje vrijednosti sa standardnim pogreškama parametra varijabilna fluorescencija na J stupnju izmjerene u lipnju, srpnju, kolovozu 2014. i 2015. godine prikazane su u Tablici 28. u Prilogu. Iz Tablice 6. vidi se da je analiza varijance za ovaj parametar pokazala statistički opravdan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, vremena mjerenja prijepodne i poslijepodne te interakcije kultivar x mjesec x vrijeme mjerenja u obje godine. Statistički značajna razlika između kultivara u 2014. i 2015. godini nije zabilježena.

Tablica 6. Analiza varijance za parametar varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_j) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prijepodne i poslijepodne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

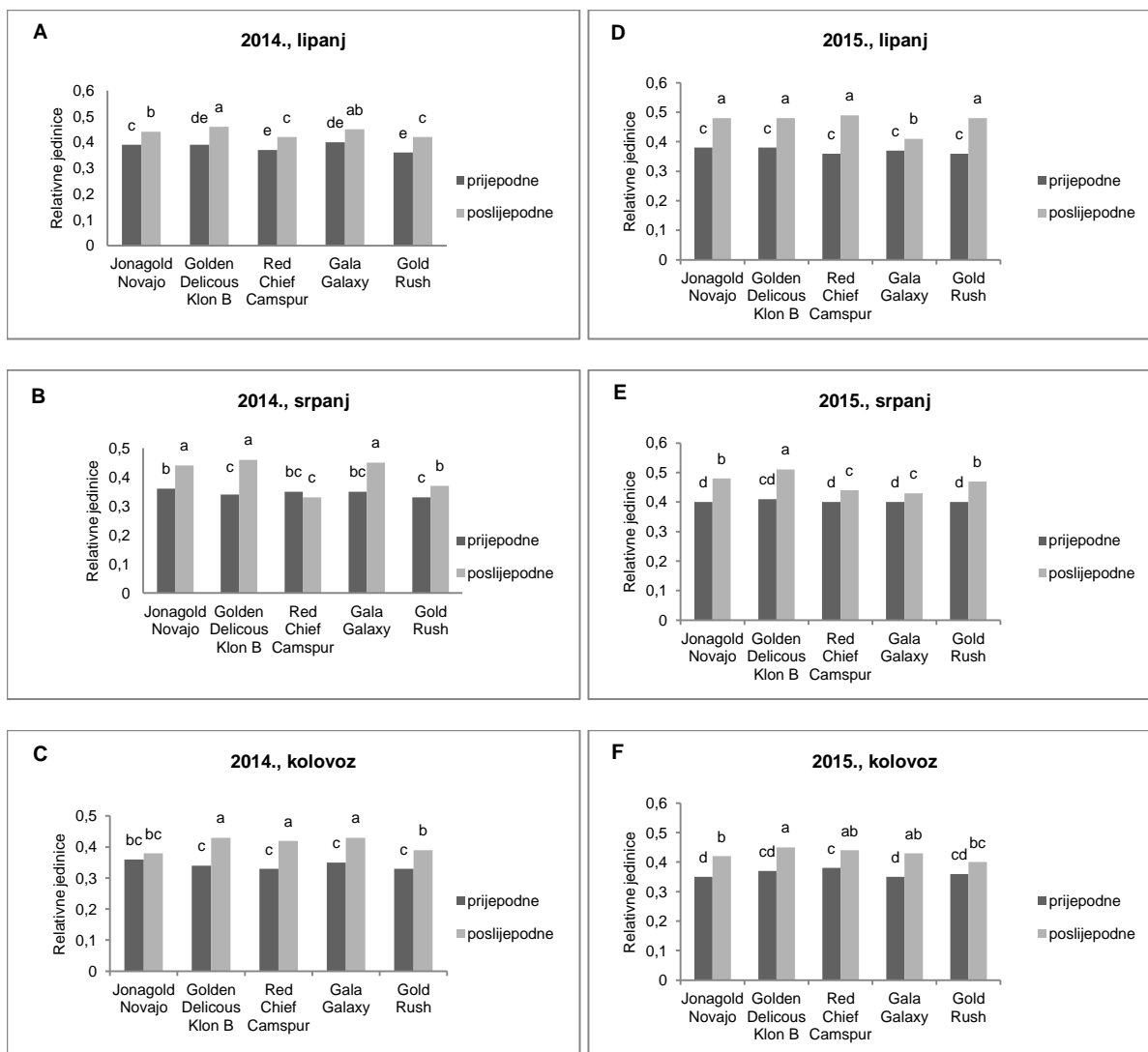
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	6,16*
Vrijeme mjerenja	1	45,35**
Kultivar	4	3,17
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	0,25
Kultivar x Mjesec	8	0,49
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,22
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	6,63**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	9,94**
Vrijeme mjerenja	1	111,31**
Kultivar	4	2,48
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	2,34
Kultivar x Mjesec	8	0,81
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,99
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	5,81**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 10. Srednje vrijednosti parametra varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_j) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,01), srpnju (B) (LSD=0,03), kolovozu (C) (LSD=0,02) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,02), srpnju (E) (LSD=0,02) i kolovozu (F) (LSD=0,02) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Na slici 10.A, B, C, D, E i F prikazane su srednje vrijednosti parametra varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_j), promjene u mjerenju prije i poslije žetve te razlike između kultivara za svaki mjesec posebno. Analizom varijance i LSD testom je utvrđeno da postoji statistički značajna razlika između kultivara kao i razlika između mjerenja prije i poslije žetve u svim mjesecima. Prosječna vrijednost parametra (V_j) u svim mjerenjima iznosila je 0,40, a vrijednosti su se kretale od 0,32 kod kultivara Gold Rush (Slika 10.B) do 0,51 kod kultivara Golden Delicious Klon B (Slika 10.E).

3.1.5. Varijabilna fluorescencija na I stupnju (Vi)

Srednje vrijednosti i standardne pogreške za parametar varijabilna fluorescencija na I stupnju za lipanj, srpanj, kolovoz 2014. i 2015. godine prikazuje Tablica 29. u Prilogu. Analiza varijance za 2014. pokazuje značajan utjecaj mjeseci i vrlo značajan utjecaj mjerenja prijevodne i poslijepodne, i interakcije kultivar x mjesec x vrijeme mjerenja (Tablica 7.A). U 2015. utvrđen je značajan utjecaj mjeseci i mjerenja prijevodne i poslijepodne te vrlo značajan utjecaj interakcije kultivar x mjesec x vrijeme mjerenja (Tablica 7.B).

Tablica 7. Analiza varijance za parametar varijabilna fluorescencija na I stupnju (Vi) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prijevodne i poslijepodne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

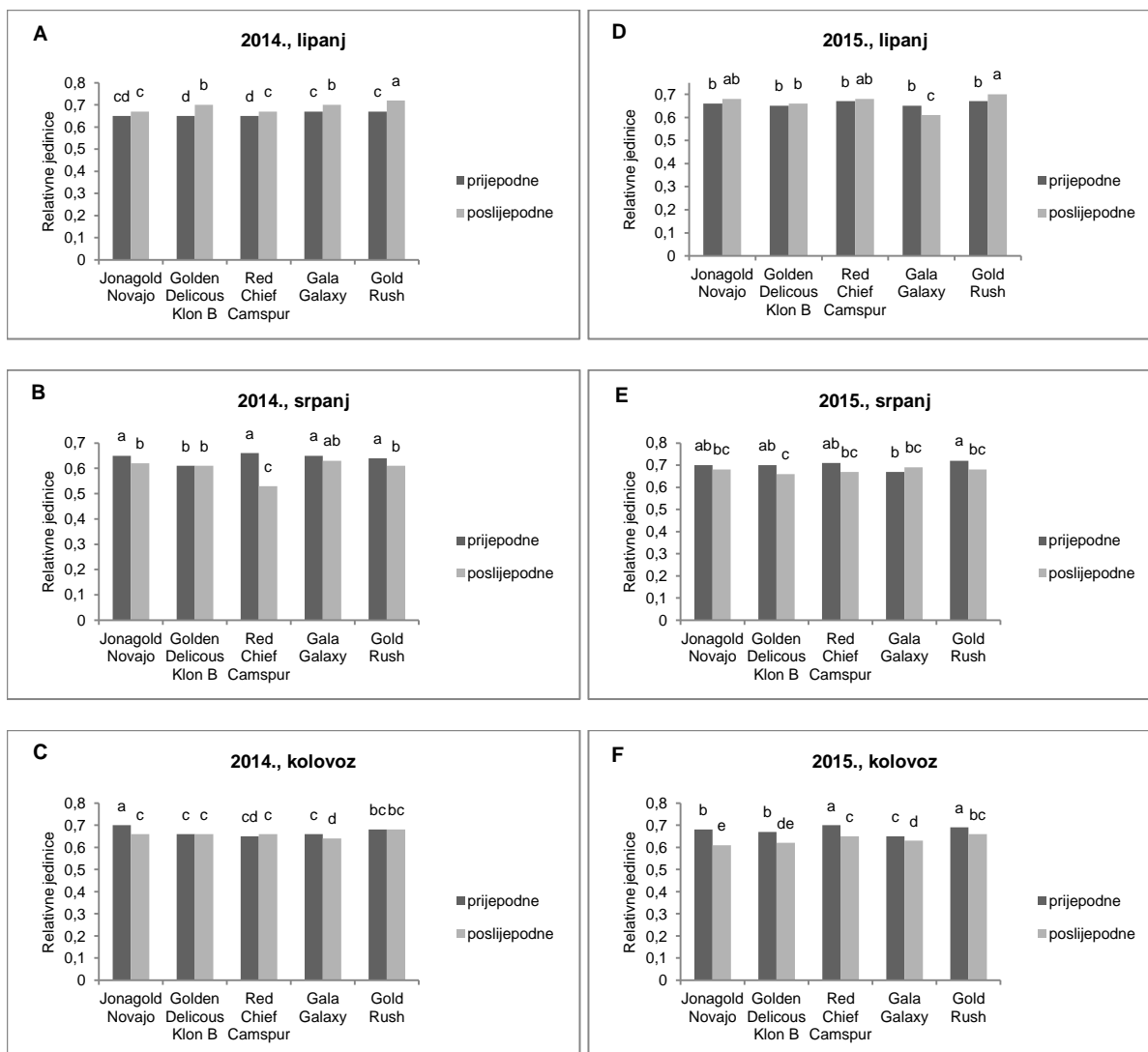
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	16,16*
Vrijeme mjerenja	1	0,53**
Kultivar	4	1,56
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	7,13
Kultivar x Mjesec	8	0,75
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,13
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	5,11**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	6,86*
Vrijeme mjerenja	1	7,77*
Kultivar	4	3,18
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	3,84
Kultivar x Mjesec	8	0,43
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,17
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	12,13**

*,** razina značajnosti 0,05, 0,01



Slika 11. Srednje vrijednosti parametra varijabilna fluorescencija na I stupnju (V_i) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,01), srpnju (B) (LSD=0,03), kolovozu (C) (LSD=0,01) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,02), srpnju (E) (LSD=0,02) i kolovozu (F) (LSD=0,01) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Na Slici 11.A, B, C, D, E i F prikazane su srednje vrijednosti parametra (V_i), njegove promjene tijekom mjerenja prijevodne i poslijepodne i razlike između pet kultivara u lipnju, srpnju, kolovozu 2014. i 2015. godine. Rezultati LSD testa pokazuju da postoji statistički značajna razlika među kultivarima kao i među mjerjenjima prijevodne i poslijepodne, osim u srpnju i kolovozu 2014. godine te u lipnju 2015. godine gdje je utvrđeno da kod kultivara Golden Delicious Klon B ne postoji statistički značajna razlika između mjerenja prijevodne i poslijepodne (Slika 11.B, C, D).

Utvrđeno je da su se vrijednosti ovog parametra značajno smanjile u poslijepodnevnom mjerenju tijekom srpnja i kolovoza 2014. (Slika 11.B, C) te srpnja i kolovoza 2015. (Slika 11.E,F), osim u lipnju 2014. i 2015. godine (Slika 11.A, D) kada je zabilježen porast ovog parametra.

Prosječna vrijednost parametra (V_i) u svim mjerenjima je iznosila 0,60. Najveća vrijednost ovog parametra zabilježena je kod kultivara Gold Rush (0,72, u lipnju 2015. godine prijepodne, a najniža vrijednost kod kultivara Red Chief Camspur (0,53) u srpnju 2014. godine, tijekom mjerenja poslijepodne.

3.1.6. Gustoća aktivnih reakcijskih centara (RC/CS₀)

Srednje vrijednosti i standardne pogreške parametra gustoće aktivnih reakcijskih središta u listovima pet kultivara jabuke izmjerene tijekom 2014. i 2015. godine prikazane su u Tablici 30. u Prilogu. U 2014. godini ANOVA je pokazala statistički vrlo značajan utjecaj mjeseci, vremena mjerenja, kultivara, interakcija vrijeme mjerenja x mjesec, kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec te značajan utjecaj interakcija kultivar x mjesec i kultivar x vrijeme mjerenja (Tablica 8.A). U 2015. godini analiza varijance je pokazala statistički vrlo značajan utjecaj mjeseca i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 8.B).

Tablica 8. Analiza varijance za parametar gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS₀) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije i poslije), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

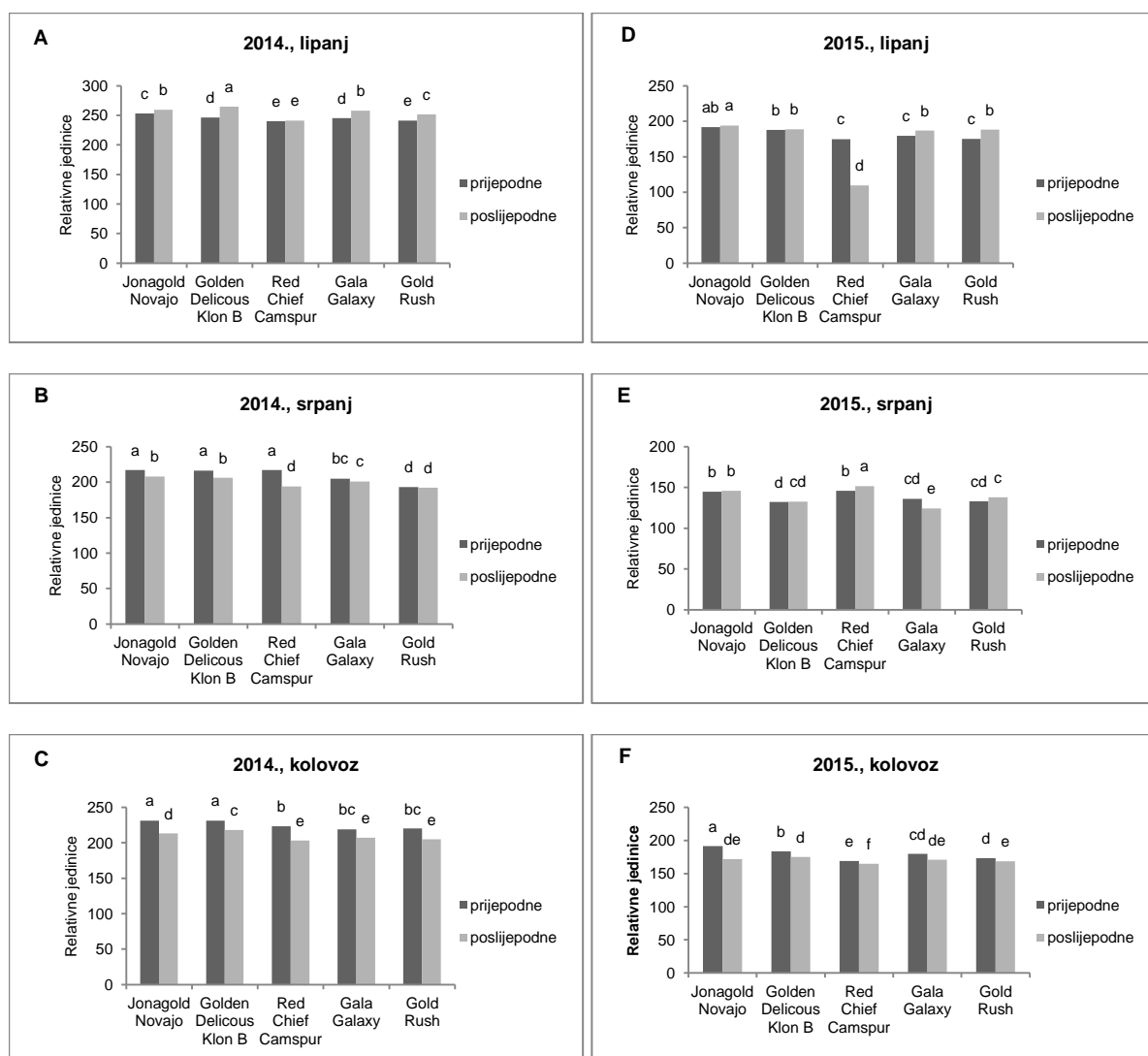
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	641,69**
Vrijeme mjerenja	1	20,92**
Kultivar	4	25,76**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	54,29**
Kultivar x Mjesec	8	3,52*
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	5,44*
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	9,07**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	22,28**
Vrijeme mjerenja	1	1,13
Kultivar	4	1,55
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	0,30
Kultivar x Mjesec	8	1,62
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,62
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	213,97**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 12. Srednje vrijednosti parametra gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS_0) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) ($LSD=3,99$), srpnju (B) ($LSD=3,8$), kolovozu (C) ($LSD=4,43$) i 2015. godine u lipnju (D) ($LSD=5,96$), srpnju (E) ($LSD=5,22$) i kolovozu (F) ($LSD=3,35$) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Slika 12.A, B, C, D, E i F prikazuje razlike u gustoći aktivnih reakcijskih središta u listovima različitih kultivara jabuke kao i promjene u gustoći reakcijskih središta u mjerenjima prije i poslije žetve za svaki mjesec posebno. Statistički značajne razlike između srednjih vrijednosti određene su prema najmanjoj značajnoj razlici (LSD) za svaki mjesec posebno. LSD testom je utvrđeno da postoji statistički značajna razlika među sortama u svim mjesecima i da ne postoji statistički značajna razlika između mjerenja prije i poslije žetve kod kultivara Red Chief Camspur u lipnju 2014. godine (Slika 12.A), Golden Delicious Klon B u lipnju i srpnju 2015.

godine (Slika 12.D i E), Gala Galaxy u srpnju 2014. (Slika 12.B) i Gold Rush u srpnju 2014. i 2015. (Slika 12.B i E).

Prosječna vrijednost ovog parametra u svim mjeranjima iznosila je 193,8. U srpnju 2015. godine izmjerene su najniže srednje vrijednosti parametra kod svih kultivara uz prosječnu srednju vrijednost 138,73 među kojima je najnižu vrijednost imao kultivar Gala Galaxy u poslijepodnevnom mjeranju (124,35) (Slika 12.E).

Najviše vrijednosti parametra (RC/CS₀) kod svih kultivara izmjerene su u lipnju 2014. godine od kojih su najvišu vrijednost imali kultivar Golden Delicious Klon B (264,51) i Jonagold Novajo (259,59) u mjeranju poslijepodne (Slika 12.A). Vrijednosti parametra (RC/CS₀) su bile više u 2014. godini u odnosu na 2015., te je utvrđena statistički značajna razlika između godina što je prikazano u Tablici 46. u Prilogu.

3.1.7. Maksimalni kvantni prinos fotosustava II (TR_0/ABS ; F_v/F_m)

Srednje vrijednosti i standardne pogreške mjerenja maksimalnog kvantnog prinosa fotosustava II na listovima pet kultivara jabuke prikazane su u Tablici 31. u Prilogu. ANOVA za mjerenja u 2014. godini je pokazala da testirani faktori nisu imali značajan utjecaj na ovaj parametar (Tablica 9.A). U mjerenjima iz 2015. godine analizom varijance je utvrđen vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca i vremena mjerenja te značajan utjecaj interakcije vrijeme mjerenja x mjesec ($p < 0,05$) (Tablica 9.B). Razlika između godina za ovaj parametar nije bila statistički značajna (Tablica 46. u Prilogu).

Tablica 9. Analiza varijance za parametar maksimalni kvantni prinos fotosustava II (TR_0/ABS) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije podne i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

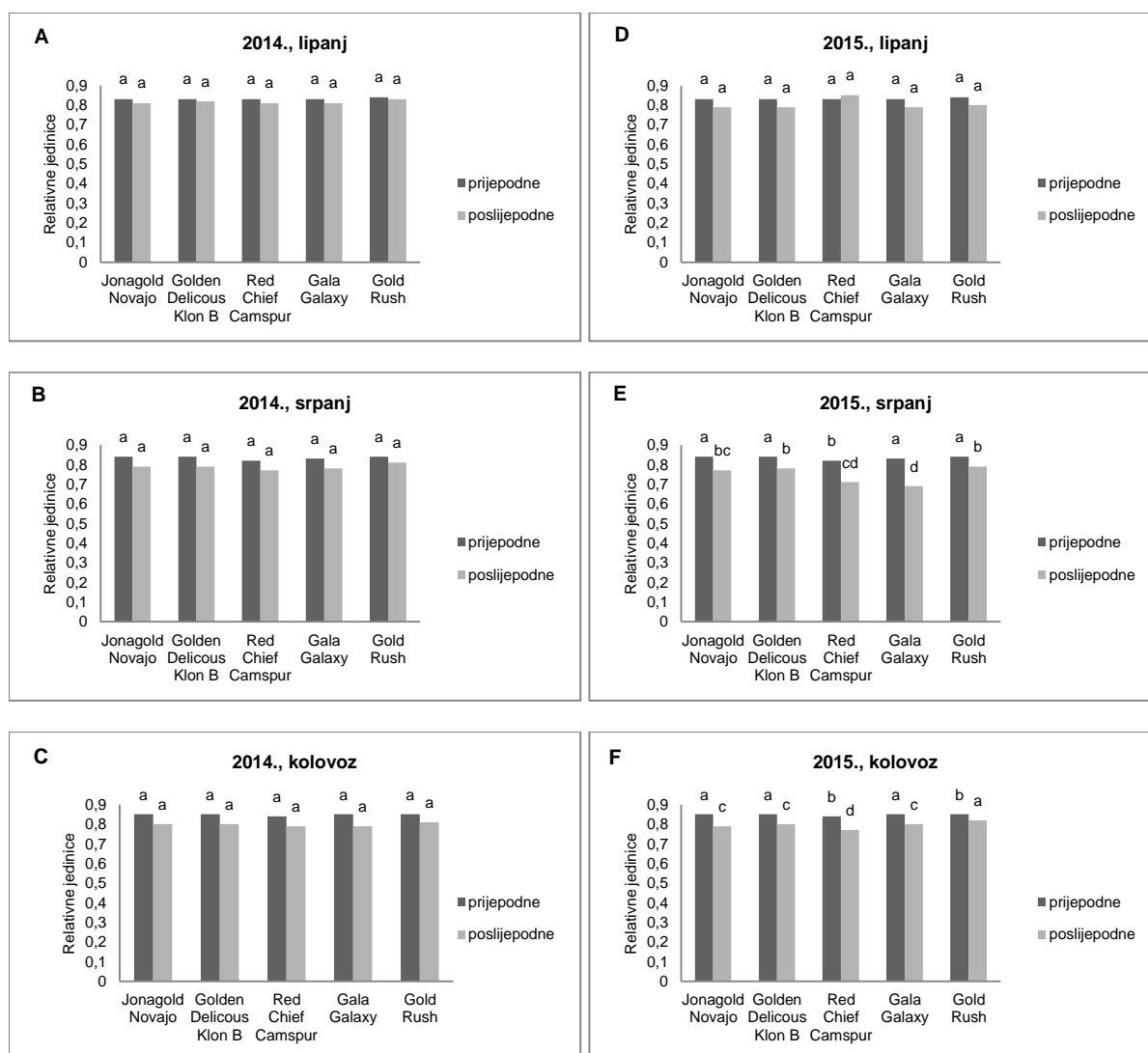
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	0,00
Vrijeme mjerenja	1	0,00
Kultivar	4	0,00
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	0,00
Kultivar x Mjesec	8	0,00
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,00
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	0,18

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	9,36**
Vrijeme mjerenja	1	54,11**
Kultivar	4	2,38
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	7,43*
Kultivar x Mjesec	8	2,06
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,99
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	1,07

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 13. Srednje vrijednosti parametra maksimalni kvantni prinos fotosustava II (TR_0/ABS ; F_v/F_m) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) ($LSD=0$), srpnju (B) ($LSD=0$), kolovozu (C) ($LSD=0$) i 2015. godine u lipnju (D) ($LSD=0$), srpnju (E) ($LSD=0,03$) i kolovozu (F) ($LSD=0,01$) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Na Slici 13.A, B, C, D, E i F prikazane su srednje vrijednosti, promjene u mjerenjima prijevodne i poslijepodne te razlike među kultivarima za parametar (TR_0/ABS). Analiza varijance i LSD test za svaki mjesec mjerenja posebno pokazali su da u lipnju, srpnju, kolovozu 2014. godine i lipnju 2015. godine nema statistički opravdane razlike između mjerenja prijevodne i poslijepodne te između kultivara (Slika 13.A, B, C i D). U srpnju i kolovozu 2015. godine LSD testom je potvrđeno da postoji statistički opravdana razlika između mjerenja prijevodne i poslijepodne te između kultivara.

Prosječna srednja vrijednost ovog parametra svih mjerenja je iznosila 0,81, a kretala se od 0,69 (Slika 13.E) do 0,85 (Slika 12.C, D i F). Najveće smanjenje parametra (TR_0/ABS) primjećeno je kod kultivara Red Chief Camspur (0,71) i Gala Galaxy (0,69) u srpnju 2015. godine, mjerenje poslijepodne (Slika 13.E).

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

U Tablici 32. u Prilogu prikazane su srednje vrijednosti sa standarnim pogreškama parametra apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC). ANOVOM je utvrđen statistički vrlo značajan utjecaj mjeseca, vremena mjerenja, kultivara i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec u 2014. godini (Tablica 10.A). U 2015. godini analizom varijance je također utvrđen vrlo značajan utjecaj mjeseca, vremena mjerenja, kultivara i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec, te značajan utjecaj kultivara (Tablica 10.B). Vrijednosti ovog parametra su bile više u 2015. godini te je utvrđena statistički značajna razlika između godina kod svih kultivara (Tablica 46. u Prilogu).

Tablica 10. Analiza varijance za parametar apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije podne i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

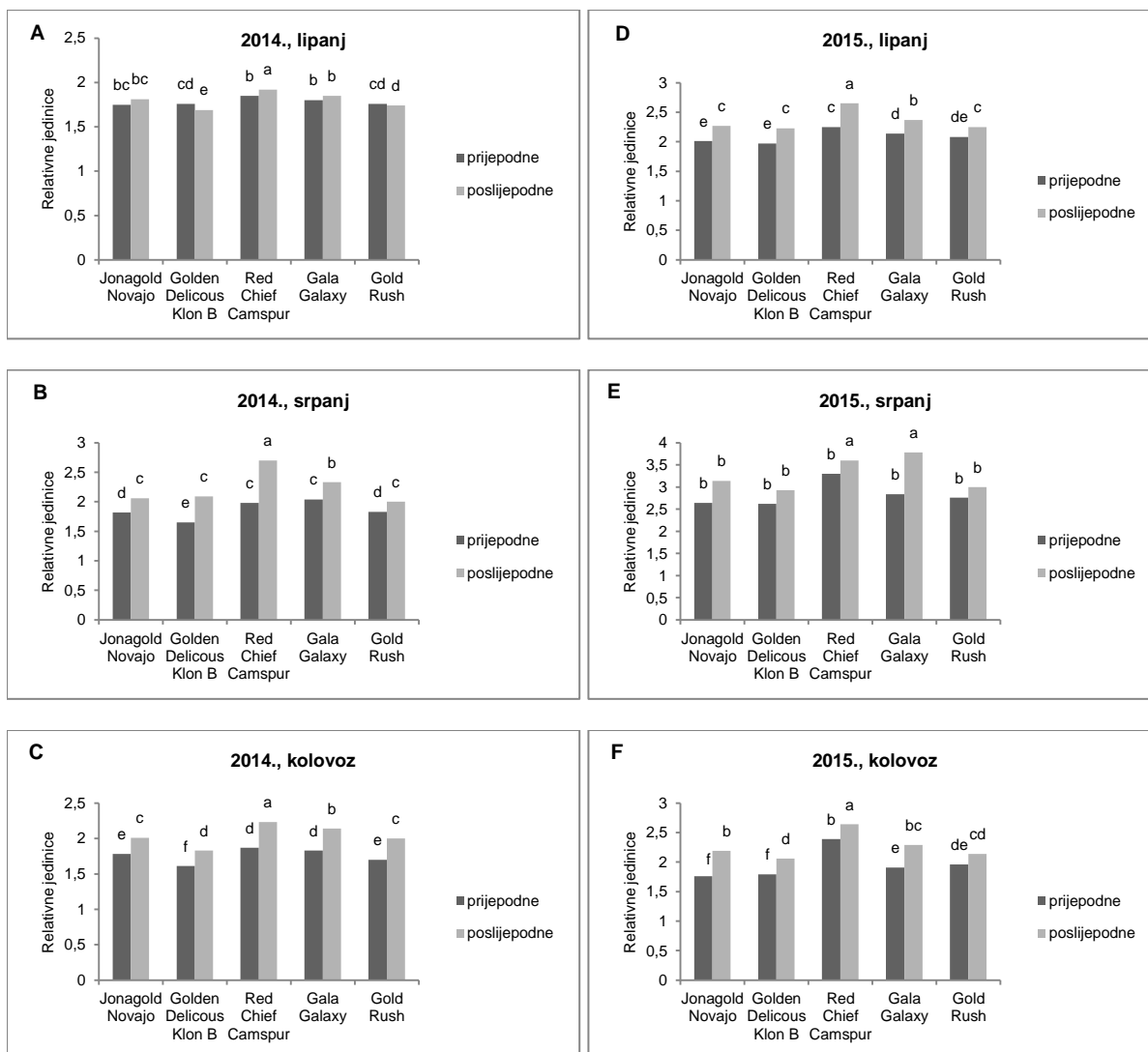
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	23,06**
Vrijeme mjerenja	1	52,51**
Kultivar	4	13,93**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	12,21
Kultivar x Mjesec	8	1,65
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,82
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	11,87**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	93,88**
Vrijeme mjerenja	1	35,13**
Kultivar	4	6,22*
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	3,31
Kultivar x Mjesec	8	0,91
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,11
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	5,18**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 14. Srednje vrijednosti parametra apsorcija po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,04), srpnju (B) (LSD=0,11), kolovozu (C) (0,06) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,07), srpnju (E) (LSD=0,63) i kolovozu (F) (LSD=0,11) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Rezultati analize varijance i LSD testa između srednjih vrijednosti parametra apsorcija po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC) svih pet kultivara po mjesecima posebno prikazani su na Slici 14.A, B, C, D, E i F.

ANOVA i LSD test su pokazali da se srednje vrijednosti parametra apsorcija po aktivnom reakcijskom središtu u listovima različitih kultivara značajno razlikuju u svim mjesecima osim u srpnju 2015. (Slika 14.E), i da postoji značajna razlika između srednjih vrijednosti ovog parametra u mjerenjima prijevodne i poslijepodne, osim kod kultivara Gold Rush, Jonagold Novajo i Gala Galaxy u lipnju 2014. godine (Slika

14.A) i Gold Rush, Jonagold Novajo Golden Delicious Klon B u srpnju 2015. godine (Slika 14.E).

Najviše vrijednosti ovog parametra kod svih kultivara utvrđene su tijekom mjerenja u srpnju 2015. godine s prosječnom srednjom vrijednošću 3,16 (Slika 14.E) dok su najniže izmjerene vrijednosti bile u lipnju 2014. godine sa prosječnom srednjom vrijednošću 1,79 (Slika 14.A).

U mjerenjima ovog parametra kroz sve mjesece izdvaja se kultivar Red Chief Camspur (mjerenje prijevodne) s najvišim vrijednostima parametra, a kultivar Golden Delicious Klon B s najnižim vrijednostima (mjerenje poslijepodne).

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

Srednje vrijednosti parametra protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR_0/RC) te njihove standardne pogreške kod listova pet kultivara jabuka mjerenih u lipnju, srpnju i kolovozu 2014. i 2015. godine prikazuje Tablica 33. u Prilogu. Rezultati analize varijance za 2014. godinu su pokazali statistički vrlo značajan utjecaj mjeseca, vremena mjerenja, kultivara i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec, kao i značajan utjecaj interakcije vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 11.A). U 2015. ANOVA je pokazala statistički vrlo značajan utjecaj mjeseca, vremena mjerenja, kultivara i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 11.B).

Tablica 11. Analiza varijance za parametar protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR_0/RC) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije podne i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

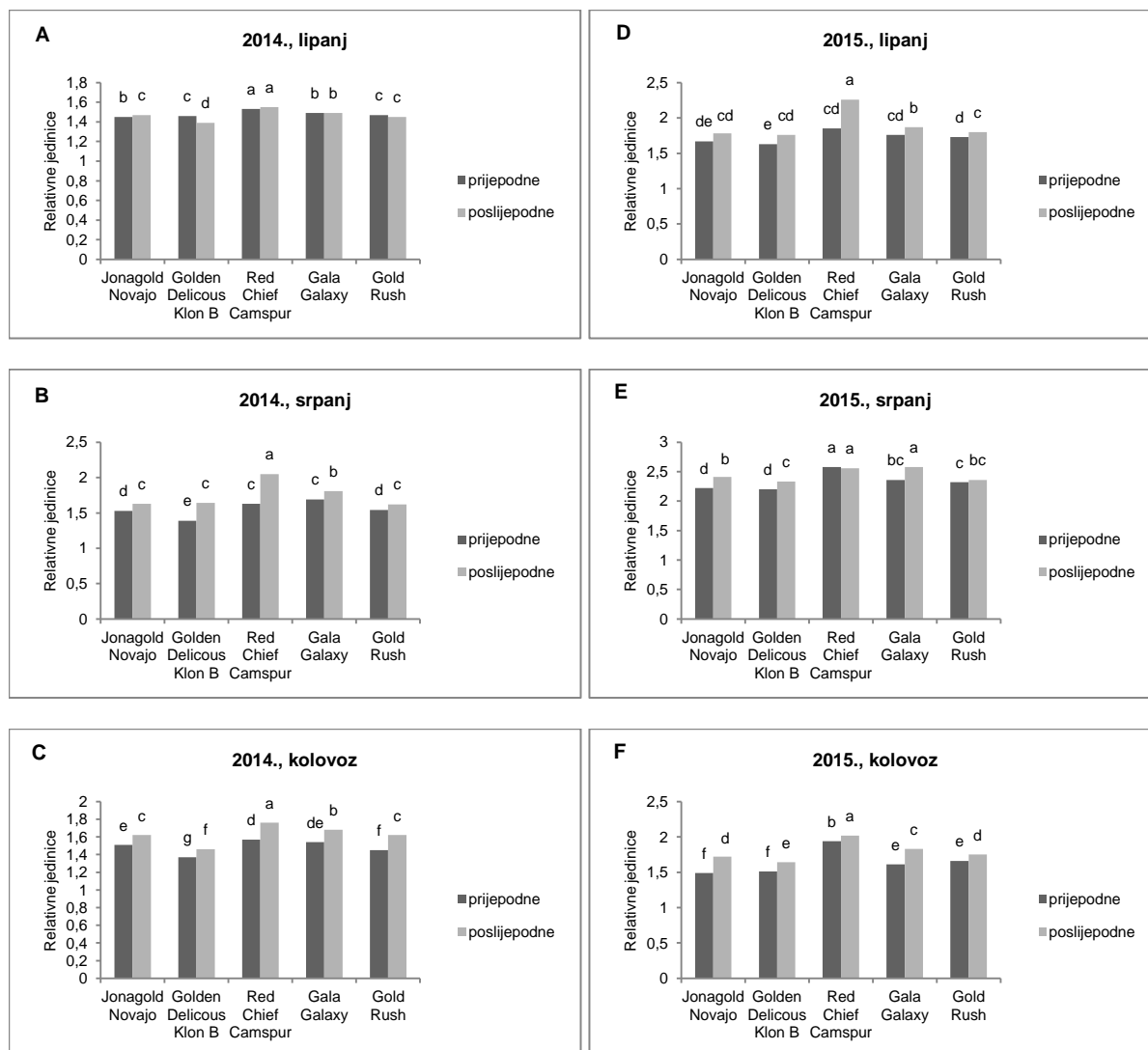
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	23,55**
Vrijeme mjerenja	1	25,93**
Kultivar	4	14,18**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	8,56*
Kultivar x Mjesec	8	1,65
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,50
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	16,66**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	193,77**
Vrijeme mjerenja	1	22,13**
Kultivar	4	17,21**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	0,28
Kultivar x Mjesec	8	0,35
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,49
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	34,49**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 15. Srednje vrijednosti parametra protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR_0/RC) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) ($LSD=0,03$), srpnju (B) ($LSD=0,08$), kolovozu (C) ($LSD=0,04$) i 2015. godine u lipnju (D) ($LSD=0,06$), srpnju (E) ($LSD=0,06$) i kolovozu (F) ($LSD=0,07$) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Slika 15.A, B, C, D, E i F prikazuje srednje vrijednosti parametra protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR_0/RC) i njihove promjene u mjerenju prijevodne i poslijepodne kod pet kultivara jabuke za svaki mjesec posebno. Statistički značajne razlike određene su prema najmanjoj značajnoj razlici za svaki mjesec posebno.

ANOVA i LSD test pokazuju da postoji značajna razlika u vrijednostima ovog parametra između kultivara kao i između mjerenja prijevodne i poslijepodne u svakom mjesecu osim u lipnju 2014. (Slika 15.A) gdje nema značajne razlike u mjerenjima prijevodne i poslijepodne.

Prosječna srednja vrijednost ovog parametra u svim mjerenjima je iznosila 1,77. Srednje vrijednosti su se kretale u rasponu od 1,37 kod kultivara Golden Delicious Klon B (Slika 15.C) do 2,58 kod kultivara Golden Delicious Klon B (Slika 15.E).

U srpnju 2015. godine utvrđene su najviše vrijednosti ovog parametra kod svih kultivara sa srednjom prosječnom vrijednošću 2,39 (Slika 15.E), dok su najniže vrijednosti zabilježene u lipnju 2014. godine sa srednjom prosječnom vrijednošću 1,48 (Slika 15.A). Najviše vrijednosti ovog parametra tijekom svih mjerenja pokazao je kultivar Red Chief Camspur u mjeranju poslijepodne, dok je najniže vrijednosti u svim mjesecima imao kultivar Golden Delicious Klon B u mjeranju prijepodne.

3.1.10. Elektronski transport po aktivnom reakcijskom središtu (ET_0/RC)

U Tablici 34. u Prilogu prikazane su srednje vrijednosti i standardne pogreške te rezultati analize varijance između srednjih vrijednosti parametra elektronski transport po aktivnom reakcijskom središtu (ET_0/RC) tijekom lipnja, srpnja, kolovoza u 2014. i 2015. godini. Iz Tablice 12.A vidljivo je da je analiza varijance za parametar (ET_0/RC) za 2014. godinu pokazala statistički značajan utjecaj mjeseca i kultivara te vrlo značajan utjecaj interakcije mjesec x vrijeme mjerenja x kultivar. U 2015. godini analiza varijance za ovaj parametar je pokazala statistički vrlo značajan utjecaj kultivara, vremena mjerenja, mjeseca i interakcije kultivar x mjesec x vrijeme mjerenja (Tablica 12.B).

Tablica 12. Analiza varijance za parametar elektronski transport po aktivnom reakcijskom središtu (ET_0/RC) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije podne i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

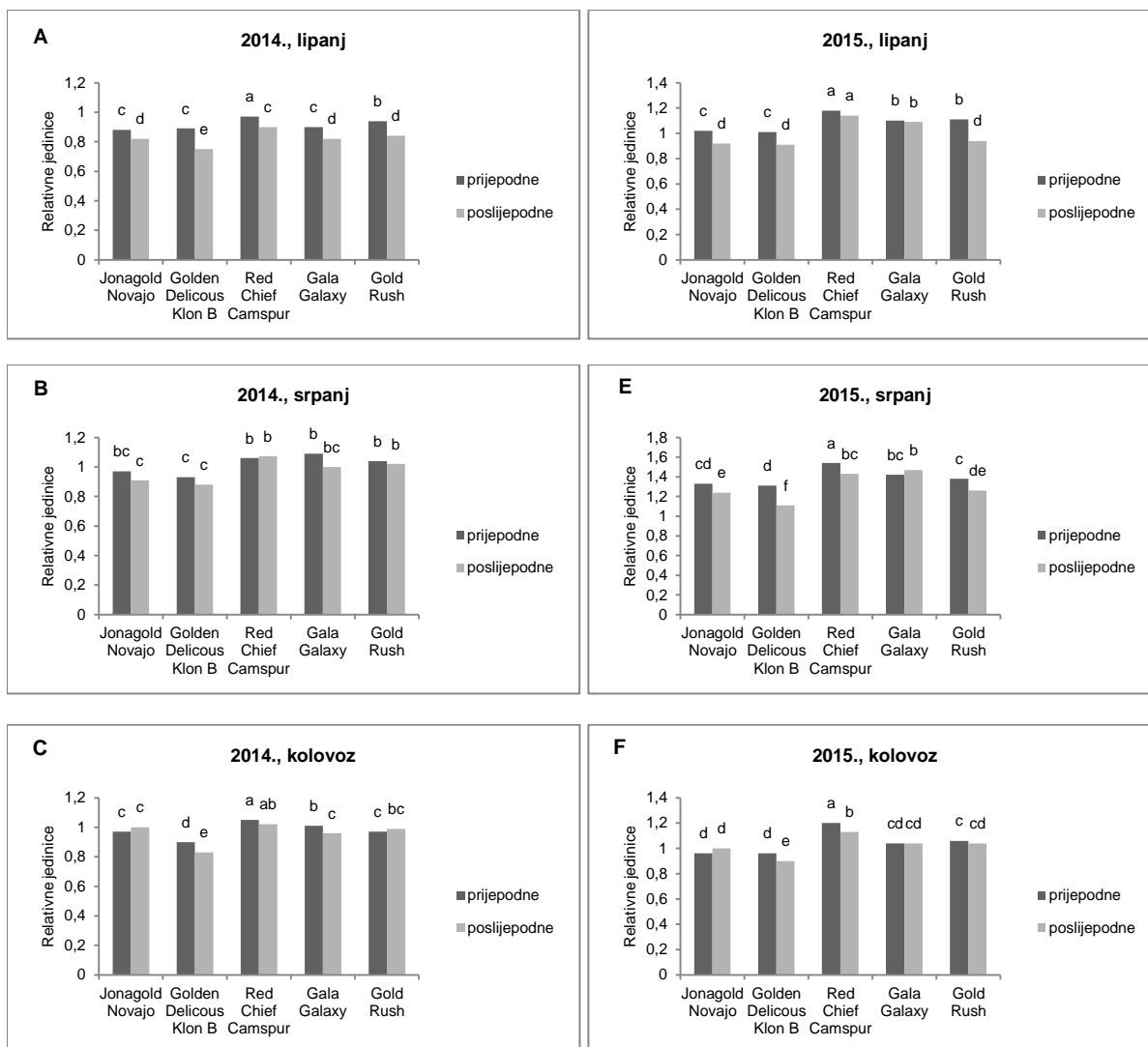
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	7,94*
Vrijeme mjerenja	1	0,32
Kultivar	4	4,33*
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	1,30
Kultivar x Mjesec	8	0,94
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,12
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	10,44**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	219,54**
Vrijeme mjerenja	1	22,61**
Kultivar	4	35,60**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	2,58
Kultivar x Mjesec	8	1,21
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	2,78
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	14,74**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 16. Srednje vrijednosti parametra elektronski transport po aktivnom reakcijskom središtu (ET_0/RC) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) ($LSD=0,02$), srpnju (B) ($LSD=0,13$), kolovozu (C) ($LSD=0,03$) i 2015. godine u lipnju (D) ($LSD=0,04$), srpnju (E) ($LSD=0,06$) i kolovozu (F) ($LSD=0,04$) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Promjene elektronskog transporta po aktivnom reakcijskom središtu kao i razlike među kultivarima za svaki mjesec mjerenja posebno mogu se pratiti na Slici 16.A, B, C, D, E i F. Analizom varijance i LSD testom za svaki mjesec posebno utvrđeno je da postoji statistički značajna razlika parametra (ET_0/RC) između kultivara. Statistički značajna razlika između mjerenja prijevodne i poslijevodne je utvrđena u svim mjesecima osim u srpnju i kolovozu 2014. (Slika 16.B, C) i kolovozu 2015. (Slika 16.F).

Prosječna srednja vrijednost parametra (ET_0/RC) svih mjerenja iznosila je 1,07. Vrijednosti ovog parametra su se kretale od 0,97 za kultivar Golden Delicious Klon B mjereno poslijepodne (Slika 16.A) do 1,54 za kultivar Red Chief Camspur mjereno prijepodne (Slika 16.E). U svim mjerenjima kultivar Golden Delicious Klon B je imao najniže vrijednosti dok je najviše vrijednosti ovog parametra imao kultivar Red Chief Camspur.

Najviše vrijednosti ovog parametra kod svih kultivara su utvrđene u srpnju 2015. godine (Slika 16.E). Statistički značajna razlika između godina utvrđena je kod svih kultivara osim kod Red Chief Camspur (Tablica 46. u Prilogu).

3.1.11. Rasipanje po aktivnom reakcijskom središtu (DI₀/RC)

Tablica 35. u Prilogu prikazuje srednje vrijednosti i standardne pogreške parametra rasipanje po aktivnom reakcijskom središtu (DI₀/RC) izmjerenog tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine. Rezultati analize varijance za 2014. godinu su pokazali statistički vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, vremena mjerenja, kultivara, te interakcija vrijeme mjerenja x mjesec i kultivar x mjesec x vrijeme mjerenja (Tablica 13. A). U 2015. godini je ustanovljen statistički vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, vremena mjerenja te interakcije kultivar x mjesec x vrijeme mjerenja, kao i značajan utjecaj ($p < 0,05$) interakcije vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 13.B).

Statistički značajna razlika između godina je potvrđena kod kultivara Jonagold Novajo, Red Chief Camspur i Gold Rush, dok kod kultivara Golden Delicious Klon B razlika nije bila statistički značajna (Tablica 46. u Prilogu).

Tablica 33. Analiza varijance za parametar rasipanje po aktivnom reakcijskom središtu (DI₀/RC) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

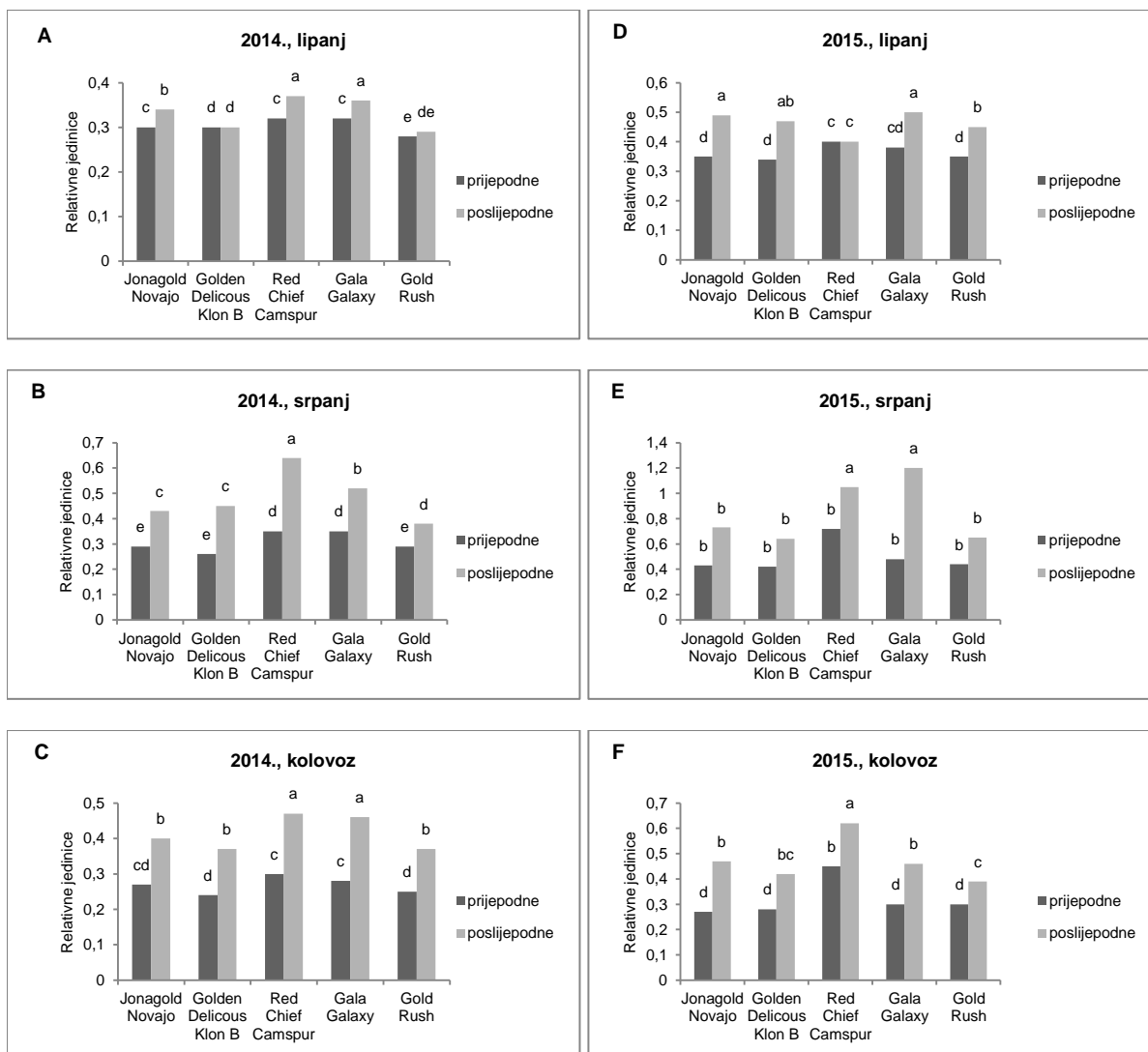
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	23,45**
Vrijeme mjerenja	1	150,44**
Kultivar	4	15,62**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	23,48**
Kultivar x Mjesec	8	1,79
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	2,95
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	10,01**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	17,43**
Vrijeme mjerenja	1	20,53**
Kultivar	4	1,45
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	5,79*
Kultivar x Mjesec	8	1,07
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,16
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	4,49**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 17. Srednje vrijednosti parametra rasipanje po aktivnom reakcijskom centru (DI_0/RC) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) ($LSD=0,01$), srpnju (B) ($LSD=0,03$), kolovozu (C) ($0,03$) i 2015. godine u lipnju (D) ($LSD=0,03$), srpnju (E) ($LSD=0,6$) i kolovozu (F) ($LSD=0,05$) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Slika 17.A, B, C, D, E i F prikazuje srednje vrijednosti parametra rasipanje po aktivnom reakcijskom središtu (DI_0/RC), njihove promjene u mjerenju prije i poslije žetve te razlike između pet kultivara jabuke za svaki mjesec posebno. ANOVA i LSD test su pokazali da statistički značajna razlika između kultivara ne postoji u mjerenjima u srpnju 2015. godine (Slika 17.E). Potvrđena je statistički značajna razlika između mjerenja prije i poslije žetve osim kod kultivara Golden Delicious Klon B (Slika 17.A), Red Chief Camspur (Slika 17.E), Jonagold Novajo i Gold Rush (Slika 17.E).

Vrijednosti ovog parametra su se kretale od 0,24 za kultivar Golden Delicious Klon B, mjerenje prijepodne (Slika 17.C) do 1,58 za kultivar Golden Delicious Klon B u mjerenju poslijepodne (Slika 17.E).

Prosječna vrijednost ovog parametra kroz sva mjerenja iznosila je 0,44. Najviše vrijednosti ovog parametra kod svih kultivara su utvrđene u srpnju 2015. godine (Slika 17.E) s prosječnom srednjom vrijednošću 0,77, a najniže vrijednosti u mjesecu lipnju 2014. godine (0,32) (Slika 17.A). Najveća razlika ovog parametra između vrijednosti kod poslijepodnevnog mjerenja (1,58) u odnosu na mjerenje prijepodne (0,42) zabilježena je kod kultivara Golden Delicious Klon B (Slika 17.E).

Gledano kroz mjerenja u svim mjesecima kultivar Red Chief Camspur se izdvaja kao kultivar s najvišim vrijednostima ovog parametra dok se kultivar Golden Delicious Klon B izdvaja s najnižim vrijednostima.

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

Tablica 36. u Prilogu prikazuje srednje vrijednosti i standardne pogreške parametra omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS) izmjenjenog tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

U Tablici 14.A prikazana je analiza varijance za mjerenja u 2014. godini iz koje se vidi statistički značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, vremena mjerenja, kultivara, interakcije vrijeme mjerenja i mjesec te interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec. U 2015. godini utvrđen je statistički značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, vremena mjerenja, kultivara, te interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec i značajnost ($p < 0,05$) interakcije kultivar x mjesec i kultivar x vrijeme mjerenja (Tablica 14.B). Kod ovog parametra razlika između godina nije potvrđena kod kultivara Gala Galaxy što se vidi u Tablici 46. u Prilogu.

Tablica 14. Analiza varijance za parametar omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije podne i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

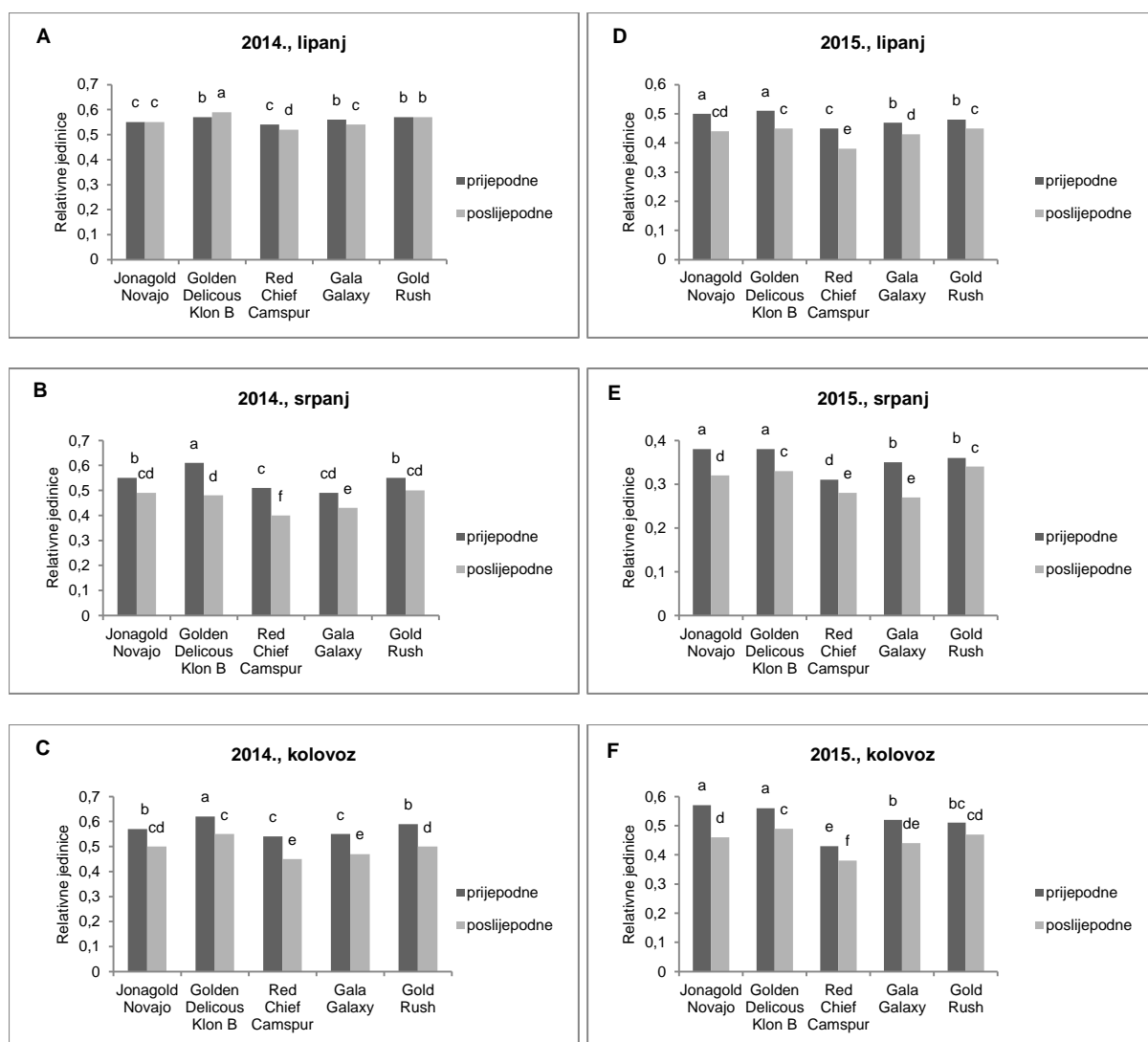
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	24,15**
Vrijeme mjerenja	1	71,01**
Kultivar	4	16,94**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	13,10**
Kultivar x Mjesec	8	1,09
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,49
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	6,72**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	405,27**
Vrijeme mjerenja	1	150,52**
Kultivar	4	40,07**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	2,15
Kultivar x Mjesec	8	2,67
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	2,97
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	4,71**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 18. Srednje vrijednosti parametra omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,01), srpnju (B) (LSD=0,02), kolovozu (C) (0,02) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,01), srpnju (E) (LSD=0,01) i kolovozu (F) (LSD=0,02) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Slika 18.A, B, C, D, E i F prikazuje srednje vrijednosti i analizu varijance parametra (RC/ABS), njihove promjene u mjerenju prije i poslije žetve te razlike između pet kultivara jabuke za svaki mjesec posebno.

LSD testom je utvrđeno da se srednje vrijednosti parametra (RC/ABS) u listovima različitih kultivara jabuka razlikuju i da postoji značajna razlika između srednjih vrijednosti ovog parametra u mjerenjima prije i poslije žetve osim kod kultivara Gold Rush i Jonagold Novajo u lipnju 2014. godine (Slika 18.A.).

Srednje vrijednosti ovog parametra u svim mjerenjima su se kretale od 0,27 kod kultivara Gala Galaxy u mjerenju poslijepodne (Slika 18.E) do 0,62 kod kultivara Golden Delicious Klon B u mjerenju prijepodne (Slika 18.C) gdje je prosječna vrijednost svih mjerenja iznosila 0,48.

Najviše vrijednosti ovog parametra kod svih kultivara utvrđene su tijekom mjerenja u lipnju 2014. godine (Slika 18.A) s prosječnom vrijednošću 0,56 dok su najniže izmjerene vrijednosti bile u srpnju 2015. godine (Slika 18.E) s prosječnom vrijednošću 0,35. U mjerenjima ovog parametra kroz sve mjesece izdvaja se kultivar Red Chief Camspur (mjerenje poslijepodne) s najnižim vrijednostima parametra, a kultivar Golden Delicious Klon B s najvišim vrijednostima (mjerenje prijepodne).

3.1.13. Omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanje energije (TR_0/DI_0)

Tablica 37. u Prilogu prikazuje srednje vrijednosti i standardne pogreške parametra omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanje energije (TR_0/DI_0) izmjenjenog tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine. U Tablici 15.A je prikazana analiza varijance za mjerenja u 2014. godini iz koje se vidi da postoji statistički značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, vremena mjerenja, kultivara, interakcije vrijeme mjerenja x mjesec i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec. U 2015. godini je bio statistički vrlo značajan utjecaj vremena mjerenja i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec, značajan utjecaj ($p < 0,05$) mjeseca i interakcije vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 15.B). Kod svih kultivara nije zabilježena statistički značajna razlika između godina (Tablica 46 u Prilogu).

Tablica 15. Analiza varijance za parametar omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_0/DI_0) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije podne i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

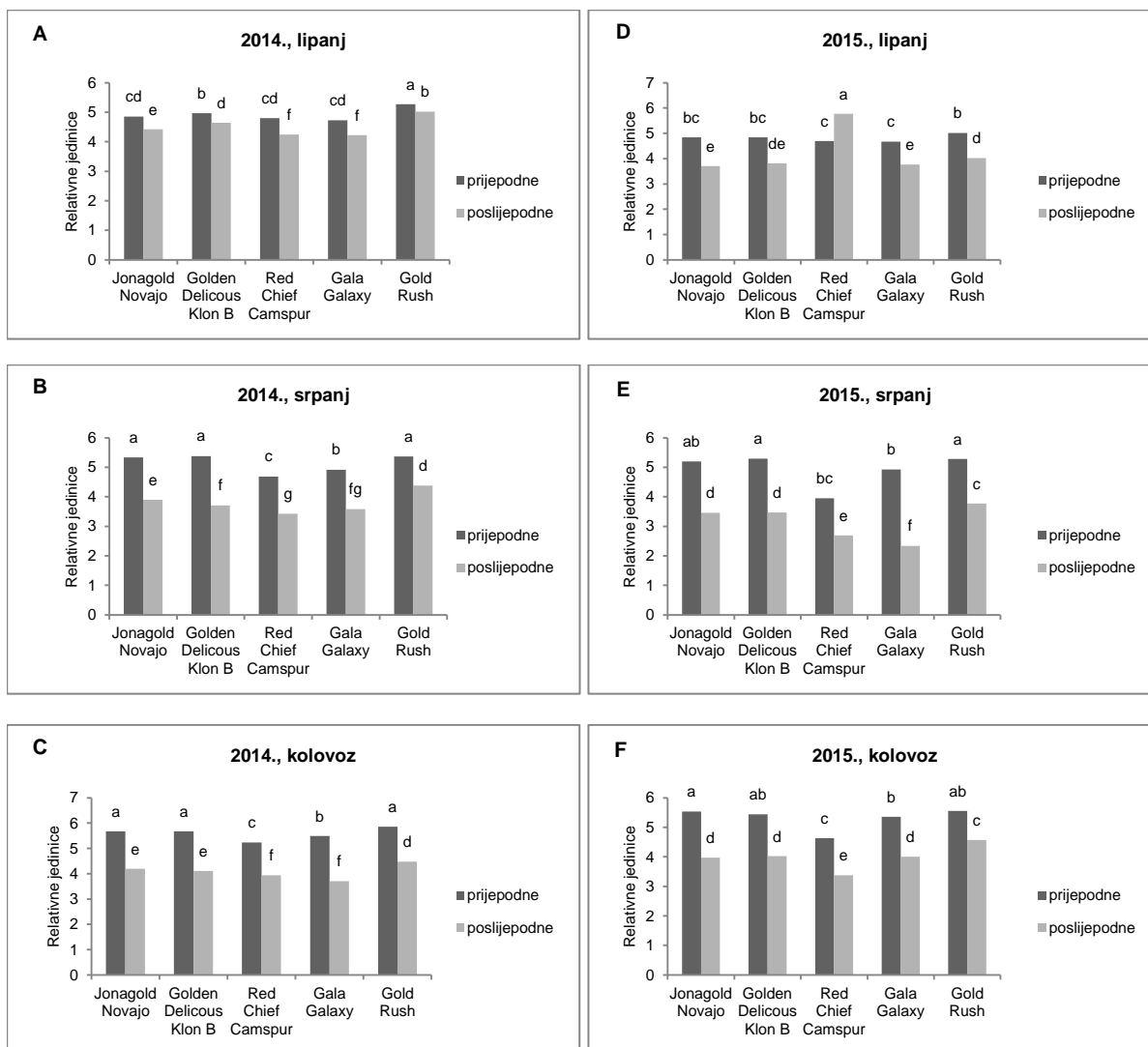
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	23,71**
Vrijeme mjerenja	1	601,54**
Kultivar	4	30,28**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	59,80**
Kultivar x Mjesec	8	1,15
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,89
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	7,68**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	7,21*
Vrijeme mjerenja	1	80,49**
Kultivar	4	2,08
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	6,27*
Kultivar x Mjesec	8	3,23
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	2,18
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	25,64**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 19. Srednje vrijednosti parametra omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanje energije (TR_0/DI_0) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,16), srpnju (B) (LSD=0,16), kolovozu (C) (0,24) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,24), srpnju (E) (LSD=0,29) i kolovozu (F) (LSD=0,26) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama

Slika 19.A, B, C, D, E i F prikazuje srednje vrijednosti parametra omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanje energije (TR_0/DI_0), njihove promjene u mjerenju prijevodne i poslijepodne te razlike između pet kultivara jabuke za svaki mjesec posebno.

ANOVA i LSD test su pokazali da se srednje vrijednosti parametra (TR_0/DI_0) u listovima različitih kultivara jabuka razlikuju i da postoji značajna razlika između srednjih vrijednosti ovog parametra u mjerenjima prijevodne i poslijepodne u svakom mjesecu.

Srednje vrijednosti ovog parametra u svim mjerenjima kretale su se od 2,34 kod kultivara Gala Galaxy u mjeranju poslijepodne (Slika 19.E) do 5,86 kod kultivara Gold Rush u mjeranju prijepodne (Slika 19.C).

Najviše vrijednosti ovog parametra kod svih kultivara utvrđene su tijekom mjerenja u kolovozu 2014. godine (Slika 19.C) s prosječnom vrijednošću 4,83 dok su najniže utvrđene vrijednosti bile u srpnju 2015. godine (Slika 19.E) s prosječnom vrijednošću 4,04.

U mjerenjima ovog parametra kroz sve mjesece izdvajaju se kultivari Red Chief Camspur i Gala Galaxy (mjeranje poslijepodne) s najnižim vrijednostima parametra, a kultivar Golden Delicious Klon B i Gold Rush s najvišim vrijednostima (mjeranje prijepodne).

3.1.14. Transport elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0/(TR_0-ET_0)$)

Srednje vrijednosti sa standardnim pogreškama prikazane su u Tablici 38. u Prilogu. U mjerenjima iz 2014. godine analizom varijance utvrđen je statistički značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, vremena mjerenja, kultivara i interakcije kultivar x mjesec x vrijeme mjerenja i značajan utjecaj ($p < 0,05$) interakcije vrijeme mjerenja x mjesec na parametar $ET_0/(TR_0-ET_0)$ (Tablica 16.A). U 2015. godini ANOVA je pokazala statistički vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, vremena mjerenja, i interakcije kultivar x mjesec x vrijeme mjerenja (Tablica 16.B). Za ovaj parametar kod svih kultivara nije zabilježena statistički značajna razlika između godina (Tablica 46. u Prilogu).

Tablica 16. Analiza varijance za parametar parametra transport elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0/(TR_0-ET_0)$) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

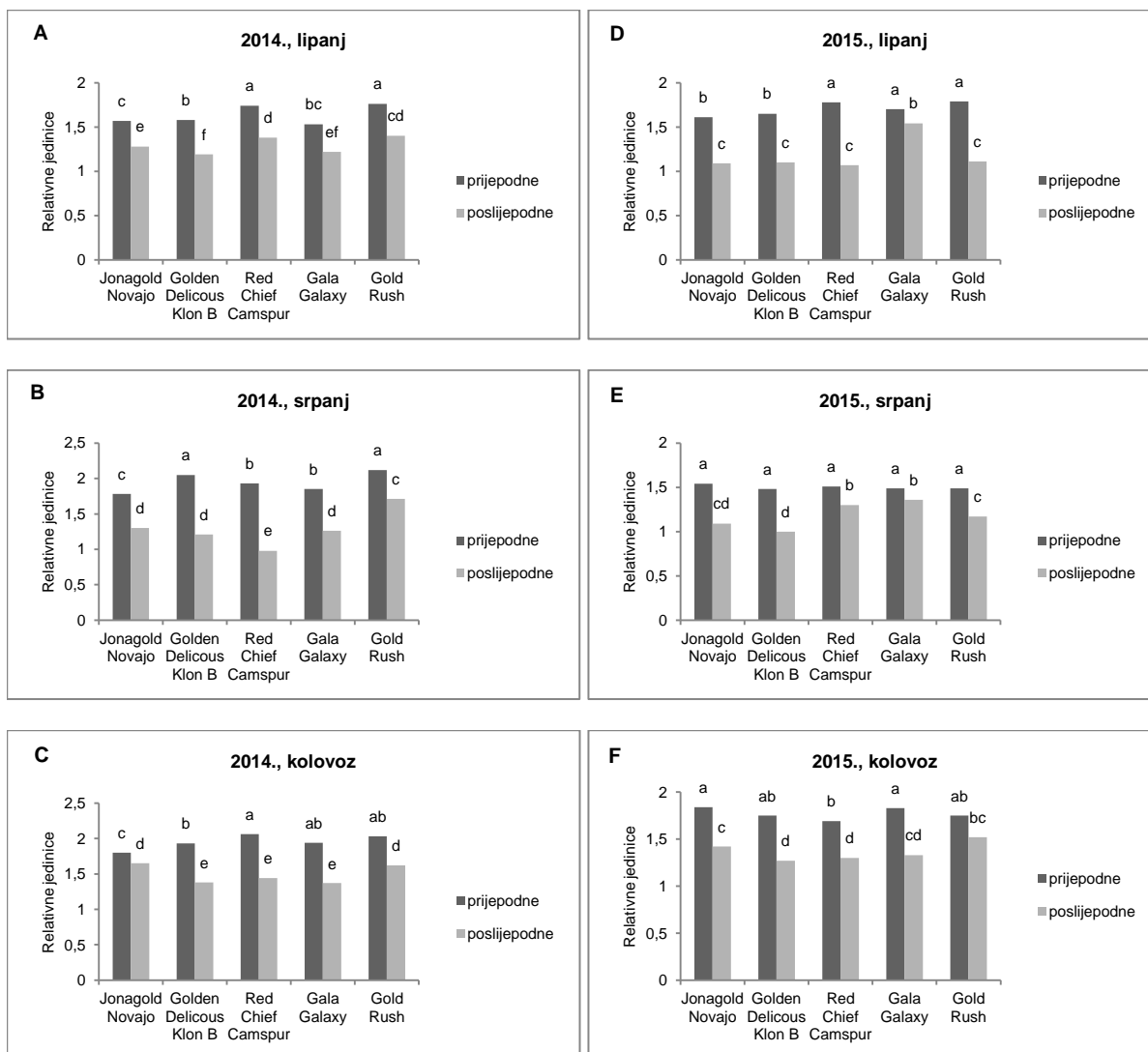
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	21,27**
Vrijeme mjerenja	1	217,36**
Kultivar	4	7,24**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	7,97*
Kultivar x Mjesec	8	2,12
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	3,75
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	4,94**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	9,09**
Vrijeme mjerenja	1	90,94**
Kultivar	4	1,57
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	1,86
Kultivar x Mjesec	8	0,70
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,89
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	25,10**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 20. Srednje vrijednosti parametra transport elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0/(TR_0-ET_0)$) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,07), srpnju (B) (LSD=0,12), kolovozu (C) (0,12) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,11), srpnju (E) (LSD=0,10) i kolovozu (F) (LSD=0,11) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Srednje vrijednosti parametra $ET_0/(TR_0-ET_0)$, njegove promjene između mjerenja i kultivara jabuka te ANOVU i LSD test za svaki mjesec posebno prikazuje Slika 20.A, B, C, D, E i F. LSD testom je potvrđena značajna razlika među mjerenjima prijevodne i poslijepodne u svim mjesecima, dok je razlika među kultivarima opravdana u svim mjesecima osim u srpnju 2015. godine, mjerenje prijevodne (Slika 19.E).

Prosječna vrijednost ovog parametra kroz sva mjerenja je iznosila 1,53, a vrijednosti su se kretale od 0,98 za kultivar Red Chief Camspur u mjerenju poslijepodne do 2,12 za kultivar Gold Rush u mjerenju prijepodne. Najviše vrijednosti parametra $ET_0/(TR_0-ET_0)$ utvrđene su u lipnju 2014. godine s prosječnom vrijednošću 1,71 (Slika 20.A), dok su najniže vrijednosti zabilježene u srpnju 2015. godine s prosječnom vrijednošću 1,34 (Slika 20.E).

3.1.15. Indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS})

Srednje vrijednosti i standardne pogreške parametra fotosintetska učinkovitost (PI_{ABS}) prikazane su u Tablici 39. Iz Tablice 17.A vidi se da je analiza varijance za parametar fotosintetske učinkovitosti u 2014. godini pokazala statistički vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, vremena mjerenja, kultivara, interakcije vremena mjerenja x mjesec i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec. U 2015. godini statistički vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) je potvrđen za mjesec, vrijeme mjerenja i za interakciju kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec, dok je značajan utjecaj ($p < 0,05$) kultivara i interakcije vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 17. B). Za ovaj parametar statistički značajna razlika između godina nije utvrđena je kod kultivara Jonagold Novajo i Golden Delicious Klon B (Tablica 46. u Prilogu).

Tablica 17. Analiza varijance za parametar indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prijevodne i poslijepodne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

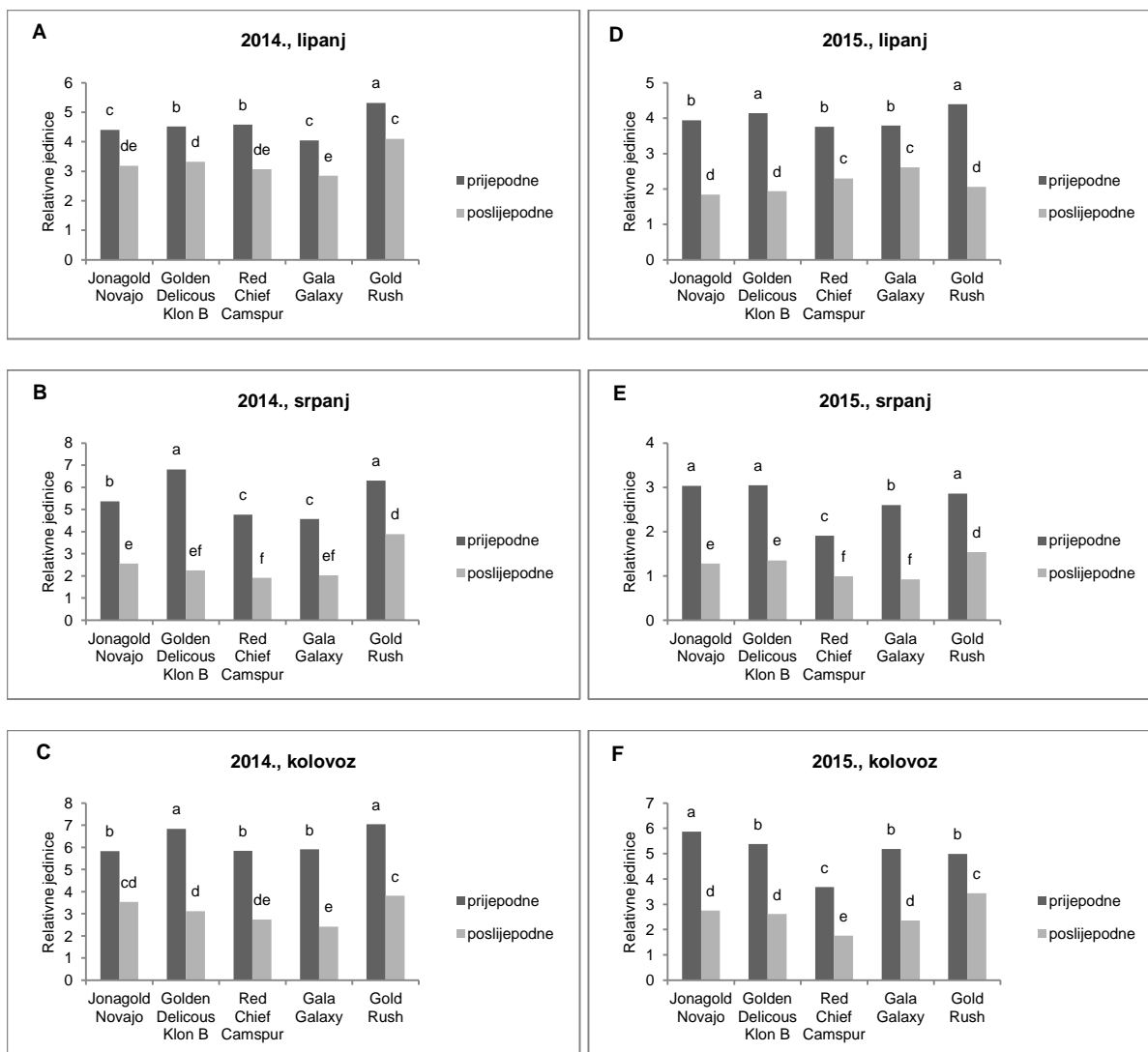
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	12,92**
Vrijeme mjerenja	1	331,53**
Kultivar	4	14,11**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	21,04**
Kultivar x Mjesec	8	0,76
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,86
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	11,77**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	81,05**
Vrijeme mjerenja	1	258,52**
Kultivar	4	5,86*
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	5,48*
Kultivar x Mjesec	8	2,13
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	1,85
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	14,54**

*,** razina značajnost 0,05; 0,01



Slika 21. Srednje vrijednosti parametra indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,33), srpnju (B) (LSD=0,50), kolovozu (C) (LSD=0,52) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,37), srpnju (E) (LSD=0,24) i kolovozu (F) (LSD=0,49) na listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju. Vrijednosti parametra prikazane su u relativnim jedinicama.

Na Slici 21.A, B, C, D, E i F prikazane su srednje vrijednosti, promjene u mjerenjima prijevodne i poslijepodne te razlike među kultivarima za parametar (PI_{ABS}). Rezultati analize varijance i LSD testa za svaki mjesec mjerenja posebno pokazali su statistički značajnu razliku između mjerenja prijevodne i poslijepodne kao i između kultivara u svim mjesecima.

Vrijednosti parametra (PI_{ABS}) svih mjerenja kretale su se od 0,92 kod kultivara Gala Galaxy u srpnju 2014. godine (Slika 21.B) do 7,04 kod kultivara Gold Rush (Slika 21.C). Prosječna vrijednost ovog parametra svih kultivara mjerenog prije podne iznosila je 4,67 dok je za mjerenje poslije podne iznosila 2,48. Najviše vrijednosti parametra fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) utvrđene su u kolovozu 2014., s prosječnom srednjom vrijednosti 4,69 (Slika 21.C). Najniže vrijednosti utvrđene su u srpnju 2015., s prosječnom srednjom vrijednosti 1,95 (Slika 21.E).

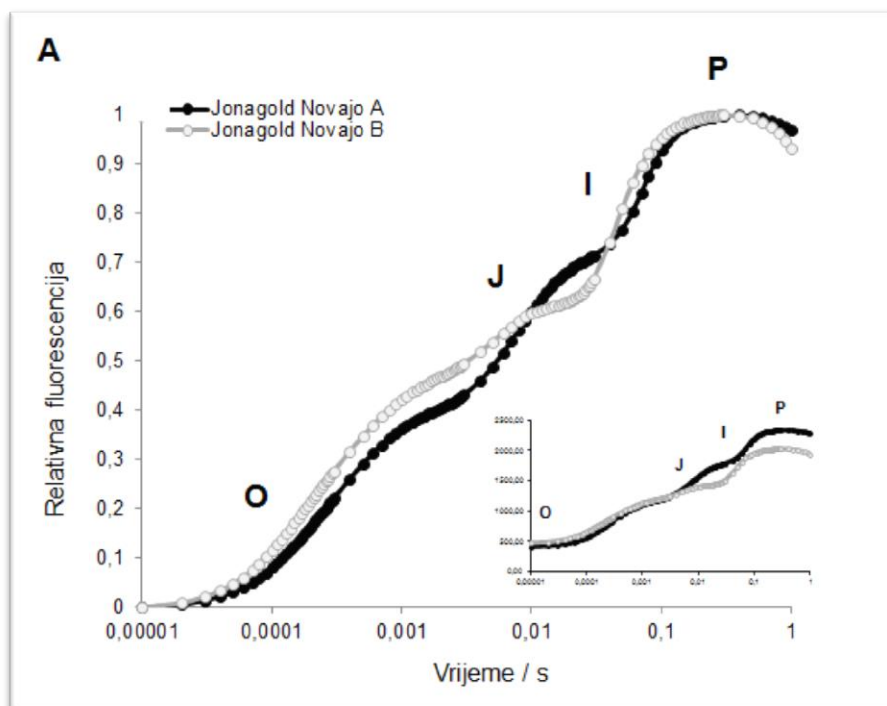
Kultivar koji je pokazao najvišu vrijednost ovog parametra u svim mjesecima i mjerenjima prije podne i poslije podne je Gold Rush. Red Chief Camspur i Gala Galaxy su kultivari kod kojih su utvrđene najniže vrijednosti ovog parametra.

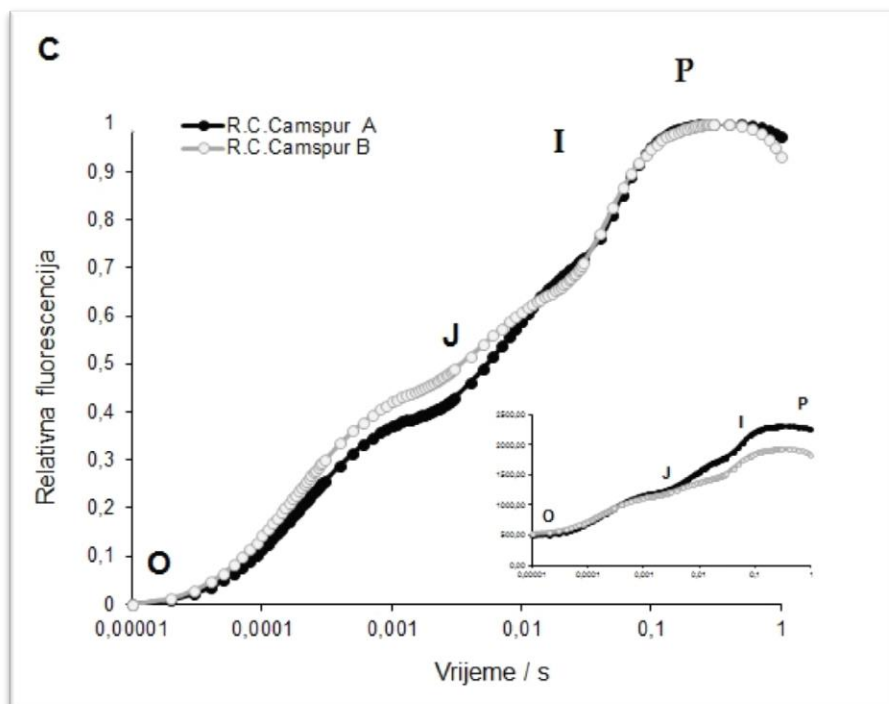
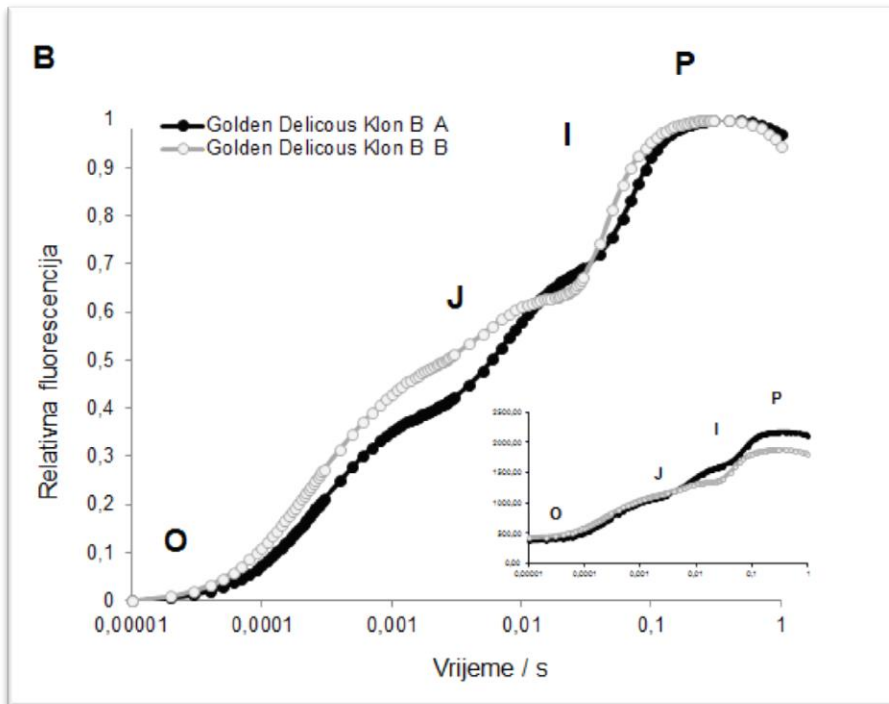
3.1.16. OJIP porast fluorescencije klorofila a

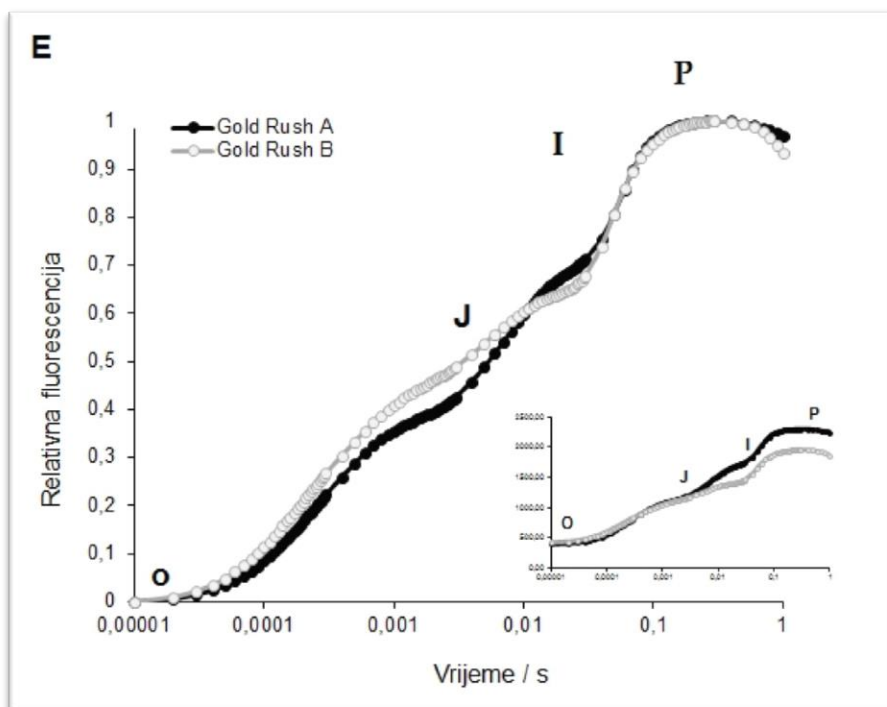
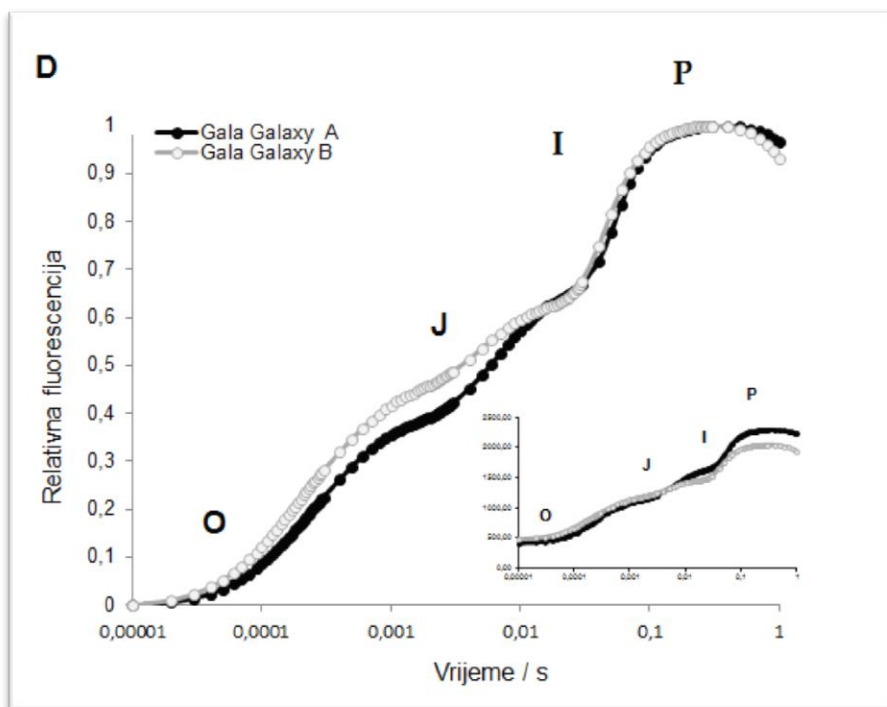
Slika 22.A, B, C, D i E prikazuje normalizirani OJIP porast fluorescencije klorofila a na logaritamskoj vremenskoj skali, izmjeren u srpnju 2015. godine (mjerjenje prijedodne i poslijepodne), u listovima pet kultivara jabuke.

U do sada analiziranim i komentiranim parametrima stres je utvrđen samo u mjeranju poslijepodne, u srpnju 2015. godine. Mjerenja u svim ostalim mjesecima su pokazala tipičan oblik OJIP krivulje, stoga je OJIP krivulja porasta fluorescencije klorofila a prikazana samo za mjerjenje u srpnju 2015. godine.

U prijedodnevnom mjeranju krivulje su kod svih kultivara zadržale tipičan oblik OJIP krivulje. U poslijepodnevnom mjeranju zabilježena su odstupanja na I i J koracima. Na slici je vidljiv porast intenziteta fluorescencije u koraku J (intenzitet fluorescencije nakon 2 ms) u poslijepodnevnom mjeranju kod svih kultivara. Također se može zaključiti da je došlo do opadanja intenziteta fluorescencije u koraku I (intenzitet fluorescencije nakon 30 ms). Pad je jače izražen kod kultivara Jonagold Novajo, Golden Delicious Klon B i Gold Rush (Slika 22.A, B i E) dok je kod kultivara Red Chief Camspur i Gala Galaxy intenzitet fluorescencije u koraku I nepromijenjen u odnosu na jutarnje mjerjenje (Slika 21.C i D). Odstupanja od tipičnog oblika krivulje prikazana su umetnutim grafovima na kojima je prikazan porast fluorescencije klorofila a bez normalizacije.







Slika 21. Normalizirani OJIP porast fluorescencije klorofila *a* izmjeren u srpnju 2015. godine, prijedodne i poslijepodne na listovima kultivara Jonagold Novajo (A), Golden Delicious Klon B (B), Red Chief Camspur (C), Gala Galaxy (D) i Gold Rush (E). Umetnuti grafovi prikazuju native OJIP krivulje. (A-mjerenje prijedodne; B-mjerenje poslijepodne).

3.2. Koncentracija fotosintetskih pigmenata

3.2.1. Klorofil a

Srednje vrijednosti i standardne pogreške koncentracije klorofila a (Chl a) u listovima različitih kultivara jabuka izmjenjenih u lipnju, srpnju, kolovozu 2014. i 2015. godine prikazane su u Tablici 40. u Prilogu. U 2014. godini ispitivani faktori nisu statistički značajno pojedinačno utjecali na koncentraciju klorofila a u listu jabuka, već samo kroz interakciju kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec ($p < 0,01$) (Tablica 18.A). U 2015. godini analiza varijance je pokazala vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, kultivara te interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 18. B).

Tablica 18. Analiza varijance za koncentraciju klorofila a (Chl a) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

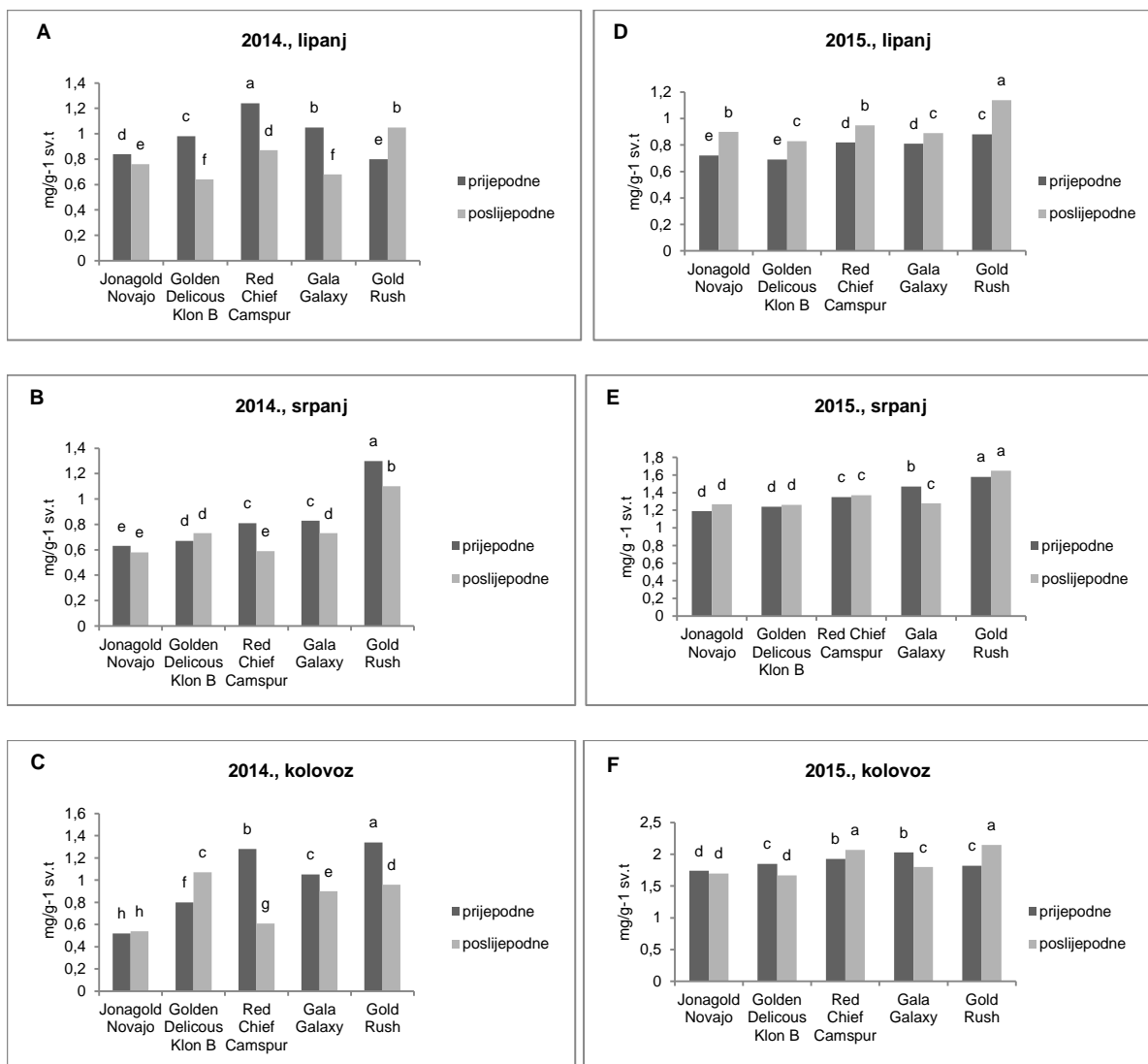
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	0,76
Vrijeme mjerenja	1	3,28
Kultivar	4	3,17
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	0,36
Kultivar x Mjesec	8	0,52
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,62
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	427,12**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	421,84**
Vrijeme mjerenja	1	3,60
Kultivar	4	13,90**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	3,34
Kultivar x Mjesec	8	1,12
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	3,79
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	20,27**

** razina značajnosti 0,01



Slika 23. Srednje vrijednosti koncentracije klorofila a (mg/g svježe tvari) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,04), srpnju (B) (LSD=0,07), kolovozu (C) (0,04) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,05), srpnju (E) (LSD=0,09) i kolovozu (F) (LSD=0,10) u listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju.

Slika 23.A, B, C, D, E i F prikazuju srednje vrijednosti koncentracije klorofila a (Chl a) u listovima različitih kultivara jabuka, promjene u njihovoj koncentraciji tijekom mjerenja prijepodne i poslijepodne te razliku u koncentraciji između kultivara. ANOVA i LSD test prikazani su za svaki mjesec posebno te je utvrđeno da u lipnju, srpnju i kolovozu 2014. godine postoji statistički opravdana razlika između kultivara i između mjerenja prijepodne i poslijepodne, s izuzetkom u srpnju gdje nema statistički značajne razlike između mjerenja prijepodne i poslijepodne za kultivare Jonagold Novajo i Golden Delicious Klon B (Slika 23.B) i kolovozu za kultivar Jonagold Novajo

(Slika 23.C). LSD testom je utvrđeno da u srpnju 2015. godine postoji statistički opravdana razlika između kultivara ali ne i između mjerenja prijevodne i poslijevodne. U lipnju i kolovozu za 2015. godinu utvrđeno je da postoji statistički opravdana razlika između kultivara i između mjerenja prijevodne i poslijevodne, osim u kolovozu (Slika 23.F) gdje kod kultivara Jonagold Novajo ne postoji značajna razlika u mjerenju prijevodne i poslijevodne.

Prosječna vrijednost koncentracije klorofila *a* u svim analizama iznosila je $1,12 \text{ mg g}^{-1}$ sv.t. Srednje vrijednosti ovog parametra kretale su se od $0,64 \text{ mg g}^{-1}$ sv.t. za kultivar Golden Delicious Klon B u mjerenju poslijevodne (Slika 23.A) do $2,15 \text{ mg g}^{-1}$ sv.t. za kultivar Gold Rush u mjerenju poslijevodne (Slika 23.E). Najviše srednje vrijednosti koncentracije klorofila *a* za sve kultivare utvrđene su u kolovozu 2015. godine (Slika 22.F) s prosječnom vrijednošću 1,88 dok su najniže utvrđene u srpnju 2014. godine (Slika 22.B) s prosječnom vrijednošću $0,80 \text{ mg g}^{-1}$ sv.t.

Usporedbom srednjih vrijednosti koncentracije (Chl *a*) svih mjeseci, kultivar Gold Rush se izdvaja kao kultivar s najvišim koncentracijama Chl *a*. Najniže koncentracije utvrđene su kod kultivara Jonagold Novajo i Golden Delicious Klon B.

3.2.2. Klorofil *b*

U Tablici 41. u Prilogu prikazane su srednje vrijednosti i standardne pogreške koncentracije klorofila *b* (Chl *b*) u listovima različitih kultivara jabuka izmjerenih u lipnju, srpnju, kolovozu 2014. i 2015. godine. Analiza varijance za mjerenja u 2014. godini pokazala je statistički značajan utjecaj ($p < 0,01$) samo interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 19.A). U 2015. godini analiza varijance je pokazala statistički značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, kultivara te interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 19.B).

Tablica 19. Analiza varijance za koncentraciju klorofila *b* (Chl *b*) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije i poslije), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

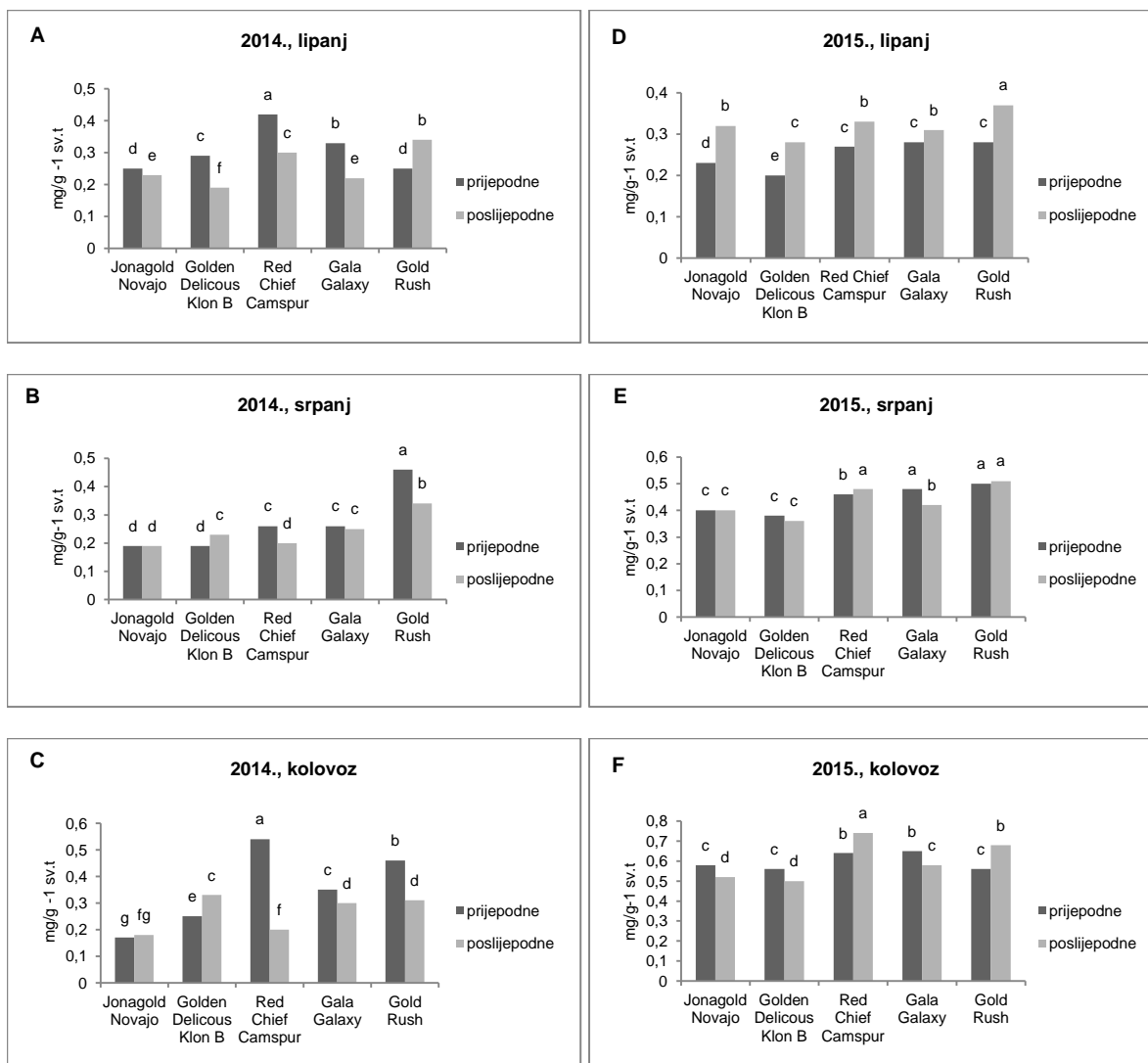
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	0,77
Vrijeme mjerenja	1	2,74
Kultivar	4	3,17
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	0,66
Kultivar x Mjesec	8	0,34
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,71
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	66,61**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	201,15**
Vrijeme mjerenja	1	2,96
Kultivar	4	10,78**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	3,65
Kultivar x Mjesec	8	1,11
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	2,38
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	12,26**

** razina značajnosti 0,01



Slika 24. Srednje vrijednosti koncentracije klorofila *b* (mg/g svježe tvari) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,01), srpnju (B) (LSD=0,02), kolovozu (C) (0,02) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,02), srpnju (E) (LSD=0,03) i kolovozu (F) (LSD=0,04) u listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju.

Srednje vrijednosti koncentracije klorofila *b* (Chl *b*) u listovima ispitivanih kultivara jabuka, promjene u njihovoj koncentraciji tijekom mjerenja prijevodne i poslijepodne te razlike u koncentraciji između kultivara prikazane su u Slici 24.A, B, C, D, E i F. ANOVA i LSD test prikazani su za svaki mjesec posebno gdje su utvrđene statistički značajne razlike između kultivara u svim mjesecima. Statistički opravdana razlika između mjerenja prijevodne i poslijepodne nije potvrđena kod kultivara Jonagold Novajo i Gala Galaxy u srpnju 2014. godine (Slika 24.B), Jonagold Novajo, Golden Delicious Klon B, Gold Rush u srpnju 2015. godine (Slika 24.E) i Jonagold Novajo u kolovozu 2014. godine (Slika 24.C).

Prosječna vrijednost koncentracije klorofila *b* u svim analizama iznosila je $0,36 \text{ mg g}^{-1}$ sv.t., a srednje vrijednosti su se kretale od $0,17 \text{ mg g}^{-1}$ sv.t. kod kultivara Jonagold Novajo (Slika 24.C) do $0,74 \text{ mg g}^{-1}$ sv.t. kod kultivara Red Chief Camspur (Slika 24.F). Najviše prosječne vrijednosti svih kultivara u prijepodnevnom i poslijepodnevnom mjerenju ($0,60 \text{ mg g}^{-1}$ sv.t.) utvrđene su u mjesecu kolovozu 2015. godine (Slika 24.F) a najniže ($0,26 \text{ mg g}^{-1}$ sv.t.) u mjesecu srpnju 2014. godine (Slika 24.B).

U svim mjerenjima kroz mjesece kultivar Golden Delicious Klon B se izdvaja kao kultivar s najnižim koncentracijama klorofila *b*, dok su kultivari Gold Rush i Red Chief Camspur pokazali najviše vrijednosti koncentracije klorofila *b*.

3.2.3. Klorofil a+b

Srednje vrijednosti sa standardnim pogreškama koncentracije ukupnih klorofila (Chl a+b) u 2014. i 2015. godini prikazane su u Tablici 42. u Prilogu. Za mjerenja u 2014. godini analizom varijance je utvrđen statistički značajan utjecaj ($p < 0,01$) jedino interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 20.A). U 2015. godini ANOVA je pokazala statistički vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, kultivara te interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec te značajan utjecaj ($p < 0,05$) kultivara (Tablica 20.B).

Tablica 20. Analiza varijance za koncentraciju ukupnih klorofila (Chl a + Chl b) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije i poslije), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

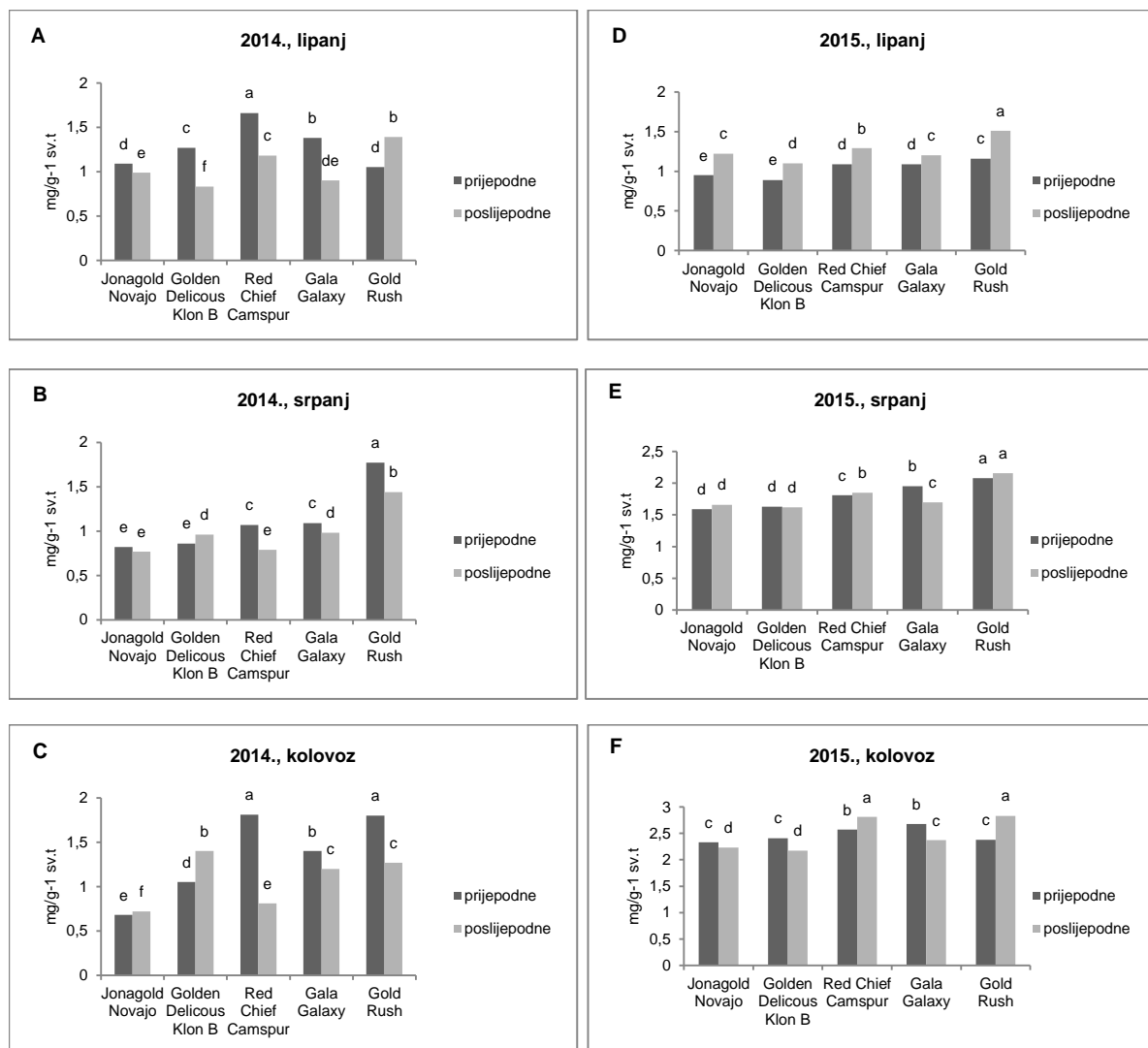
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	0,74
Vrijeme mjerenja	1	3,06
Kultivar	4	3,18
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	0,41
Kultivar x Mjesec	8	0,47
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,62
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	824,38**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	371,98**
Vrijeme mjerenja	1	3,46
Kultivar	4	13,27**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	3,78
Kultivar x Mjesec	8	1,11
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	3,59
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	32,33**

** razina značajnosti 0,01



Slika 25. Srednje vrijednosti koncentracije klorofila $a+b$ (mg/g svježe tvari) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,05), srpnju (B) (LSD=0,09), kolovozu (C) (0,06) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,05), srpnju (E) (LSD=0,09) i kolovozu (F) (LSD=0,10) u listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju.

Razlike između srednjih vrijednosti koncentracije ukupnih klorofila $a+b$ za svaki mjesec posebno u mjerenjima prijevodne i poslijepodne te razlike između kultivara, prikazane su na Slici 25.A, B, C, D, E i F. Analizom varijance i LSD testom utvrđena je statistički značajna razlika između kultivara u svakom mjesecu posebno. Statistički opravdana razlika između mjerenja prijevodne i poslijepodne nije potvrđena kod kultivara Jonagold Novajo u srpnju 2014 (Slika 25.B), te Jonagold Novajo, Golden Delicious Klon B i Gold Rush u srpnju 2015. godine (Slika 25.E).

Prosječna srednja vrijednost koncentracije ukupnih klorofila $a+b$ za sva mjerenja iznosila je $1,48 \text{ mg g}^{-1} \text{ sv.t.}$, a kretale su se od $0,68 \text{ mg g}^{-1} \text{ sv.t.}$ za kultivar Jonagold Novajo (Slika 25.C) do $2,83 \text{ mg g}^{-1} \text{ sv.t.}$ za kultivar Gold Rush (Slika 25.F).

Najviše prosječne vrijednosti koncentracije ukupnih klorofila $a+b$ svih kultivara utvrđene su u kolovozu 2015. ($1,22 \text{ mg g}^{-1} \text{ sv.t.}$), dok su najniže vrijednosti ($1,06 \text{ mg g}^{-1} \text{ sv.t.}$) utvrđene u srpnju 2014. godine.

U svim mjerenjima kultivar Gold Rush se izdvaja kao kultivar s najvišim koncentracijama ukupnih klorofila $a+b$, a kultivar Jonagold Novajo s najnižim koncentracijama ukupnih klorofila $a+b$.

3.2.4. Omjer koncentracija klorofila *a* i klorofila *b* (Chl *a* / *b*)

Srednje vrijednosti i standardne pogreške omjera (Chl *a* / *b*) prikazane su u Tablici 43. u Prilogu. U Tablici 21.A prikazani su rezultati analize varijance za 2014. godinu, gdje je ustanovljen statistički značajan utjecaj ($p < 0,01$) kultivara i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec. ANOVA za 2015. godinu također pokazuje statistički značajan utjecaj ($p < 0,01$) kultivara i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 21.B).

Tablica 21. Analiza varijance za omjer klorofila *a* i klorofila *b* (Chl *a* / Chl *b*) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije podne i poslije podne), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

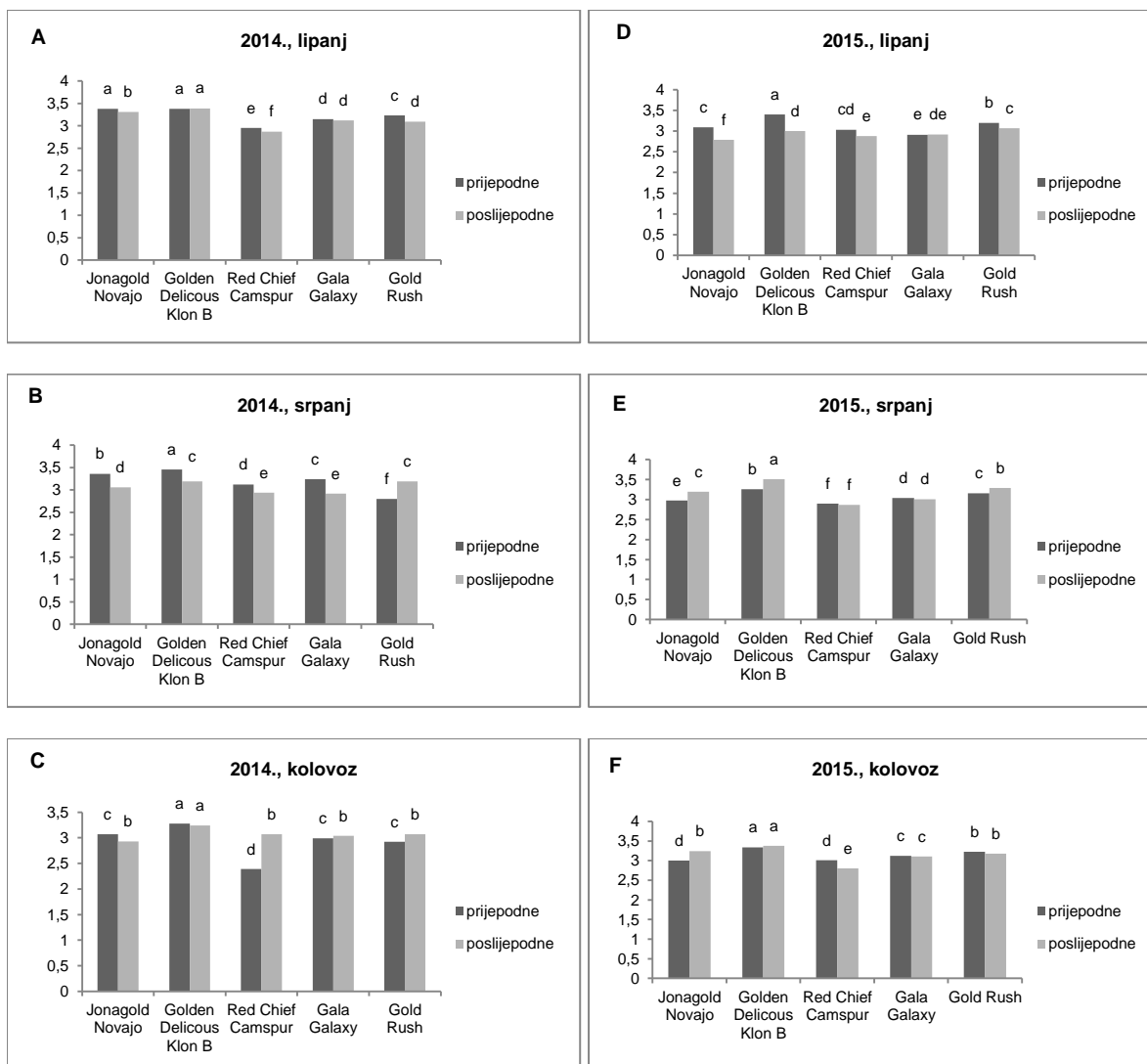
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	4,77
Vrijeme mjerenja	1	0,01
Kultivar	4	7,34**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	2,00
Kultivar x Mjesec	8	0,55
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,89
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	196,99**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	2,55
Vrijeme mjerenja	1	0,42
Kultivar	4	10,35**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	4,16
Kultivar x Mjesec	8	0,53
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,47
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	141,15**

*,** razina značajnosti 0,05: 0,01



Slika 26. Srednje vrijednosti omjera klorofil a / klorofil b izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,06), srpnju (B) (LSD=0,06), kolovozu (C) (0,07) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,06), srpnju (E) (LSD=0,13) i kolovozu (F) (LSD=0,14) u listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju.

Na Slici 26.A, B, C, D, E i F prikazane su srednje vrijednosti omjera (Chl a / b) za svaki mjesec posebno. Analizom varijance i LSD testom utvrđena je statistički značajna razlika ($p < 0,05$) između kultivara u svim mjesecima. Statistički značajna razlika između mjerenja prije i poslije žetve nije potvrđena kod kultivara Golden Delicious Klon B i Gala Galaxy u lipnju 2014. godine (Slika 26.A), Golden Delicious Klon B u kolovozu 2014. godine (Slika 26.C), Red Chief Camspur i Gala Galaxy u srpnju 2015. godine (Slika 26.E) te kod kultivara Golden Delicious Klon B, Gala Galaxy i Gold Rush u kolovozu 2015. godine (Slika 26.F).

Vrijednosti omjera (Chl *a* / *b*) kretale su se od 2,39 koji je utvrđen kod kultivara Red Chief Camspur (Slika 26. C) do 3,50 kod kultivara Golden Delicious Klon B (Slika 26. E).

U svim mjerenjima kultivar Golden Delicious Klon B se izdvaja kao kultivar s najvišim vrijednostima omjera (Chl *a* / *b*), dok su najniže vrijednosti zabilježene kod kultivara Red Chief Camspur (Tablica 43. u Prilogu).

3.2.5. Karotenoidi (Car)

U Tablici 44. u Prilogu prikazane su srednje vrijednosti i standardne pogreške koncentracije karotenoida u listovima istraživanih kultivara jabuka, izmjenjenih u lipnju, srpnju, te kolovozu 2014. i 2015. godine. Rezultati analize varijance za podatke dobivene u 2014. godini prikazani su u Tablici 22.A. ANOVA je pokazala vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec, kao i značajne utjecaje ($p < 0,05$) mjeseca i kultivara. U 2015. godini je ustanovljen vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca te interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec kao i značajan utjecaj ($p < 0,05$) kultivara (Tablica 22.B).

Tablica 22. Analiza varijance za koncentraciju karotenoida (Car) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije i poslije), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

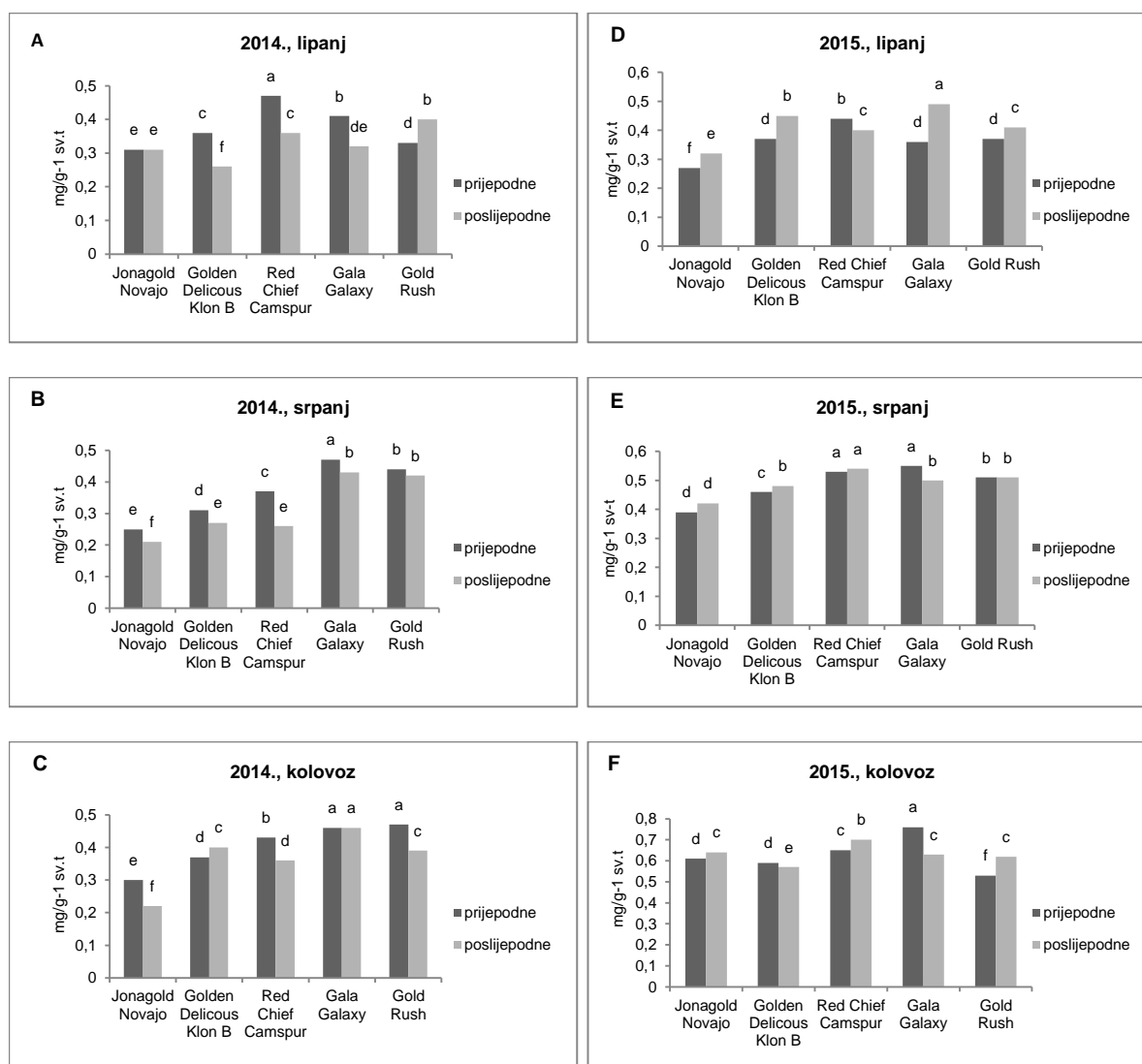
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	5,52*
Vrijeme mjerenja	1	3,73
Kultivar	4	6,67*
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	0,02
Kultivar x Mjesec	8	0,87
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,36
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	49,64**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	57,77**
Vrijeme mjerenja	1	1,10
Kultivar	4	4,60*
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	0,78
Kultivar x Mjesec	8	1,08
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,35
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	25,57**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 27. Srednje vrijednosti koncentracije karotenoida (mg/g svježe tvari) izmjerene 2014. godine u lipnju (A) (LSD=0,01), srpnju (B) (LSD=0,02), kolovozu (C) (0,02) i 2015. godine u lipnju (D) (LSD=0,02), srpnju (E) (LSD=0,03) i kolovozu (F) (LSD=0,03) u listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju.

Na Slici 27.A, B, C, D, E i F prikazane su srednje vrijednosti koncentracije karotenoida i značajnost razlika za svaki mjesec posebno. LSD testom je potvrđena statistički značajna razlika između kultivara i mjerenja prijepodne i poslijepodne u svim mjesecima osim u srpnju 2015. godine (Slika 27.B).

Prosječna vrijednost koncentracije karotenoida u svim analizama iznosila je 0,87 mg g⁻¹ sv.t. Najniže vrijednosti su utvrđene kod kultivara Jonagold Novajo (0,21 mg g⁻¹ sv.t.) (Slika 27.B) a najviše vrijednosti kod kultivara Golden Delicious Klón B (3,50 mg g⁻¹ sv.t.) (Slika 27.E).

Najviše srednje vrijednosti koncentracije karotenoida za sve kultivare utvrđene su u srpnju 2015. godine (Slika 27.E) s prosječnom vrijednošću 3,12 mg g⁻¹ sv.t. dok su najniže utvrđene u srpnju 2014. godine (Slika 27.B) s prosječnom vrijednošću 0,34 mg g⁻¹ sv.t.

3.3. Razina lipidne peroksidacije (TBARS)

Srednje vrijednosti razine lipidne peroksidacije (TBARS) sa standardnim pogreškama prikazane su u Tablici 45. u Prilogu. Analiza varijance za koncentraciju TBARS u 2014. godini je pokazala vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 23.A). U 2015. godini ANOVA je pokazala vrlo značajan utjecaj ($p < 0,01$) mjeseca, kultivara i interakcije kultivar x vrijeme mjerenja x mjesec (Tablica 23.B). Interakcija vrijeme mjerenja x mjesec je također značajno ($p < 0,05$) utjecala na razinu lipidne peroksidacije u listu jabuka u 2015. godini. Statistički značajna razlika između godina potvrđena je samo kod kultivara Golden Delicious Klon B što je prikazano u Tablici 46. u Prilogu.

Tablica 23. Analiza varijance za parametar koncentracija produkata lipidne peroksidacije (TBARS) ($\text{nmol g}^{-1} \text{ sv.t}$) s obzirom na mjesec, vrijeme mjerenja (prije i poslije), kultivare i njihova interakcija u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

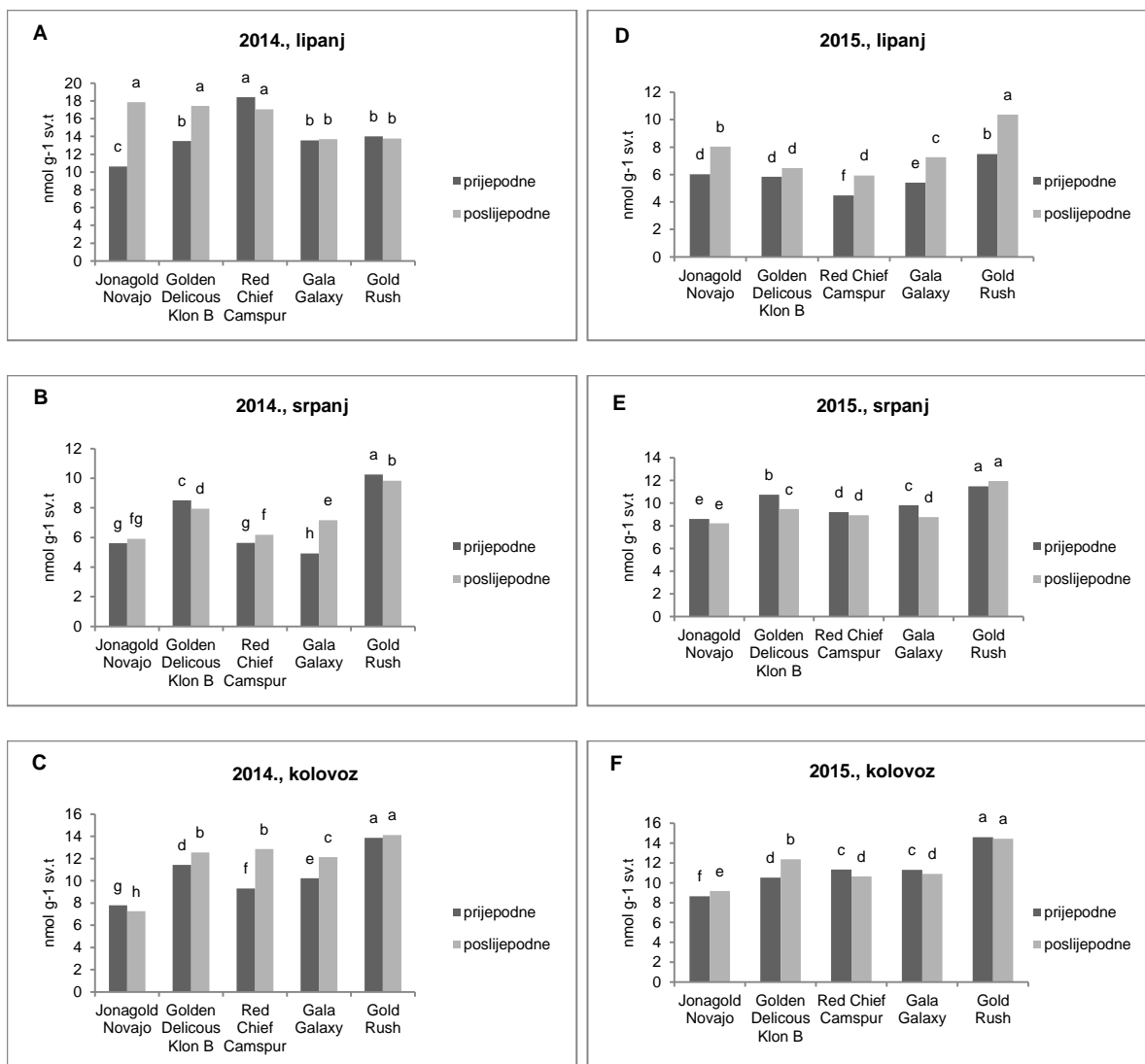
A

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	11,94**
Vrijeme mjerenja	1	5,11
Kultivar	4	3,74
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	0,11
Kultivar x Mjesec	8	1,21
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,46
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	150,77**

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Mjesec	2	130,68**
Vrijeme mjerenja	1	4,38
Kultivar	4	28,74**
Vrijeme mjerenja x Mjesec	2	7,85*
Kultivar x Mjesec	8	3,41
Kultivar x Vrijeme mjerenja	4	0,55
Kultivar x Vrijeme mjerenja x Mjesec	8	30,34**

*,** razina značajnosti 0,05; 0,01



Slika 28. Srednje vrijednosti razine lipidne peroksidacije (TBARS) u nmol g^{-1} svježe tvari izmjerene 2014. godine u lipnju (A) ($\text{LSD}=0,97$), srpnju (B) ($\text{LSD}=0,43$), kolovozu (C) ($0,45$) i 2015. godine u lipnju (D) ($\text{LSD}=0,65$), srpnju (E) ($\text{LSD}=0,55$) i kolovozu (F) ($\text{LSD}=0,40$) u listovima pet kultivara jabuke. Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju

Na Slici 28.A, B, C, D, E i F prikazane su srednje vrijednosti koncentracije TBARS i njihove razlike u mjerenju prije i poslije žetve te razlike između kultivara. ANOVA i LSD test su pokazali statistički značajnu razliku između kultivara u svim mjesecima.

Prosječna vrijednost rezultata svih analiza koncentracije TBARS iznosila je $10,16 \text{ nmol g}^{-1} \text{ sv.t}$. Vrijednosti su se kretale od $4,93 \text{ nmol g}^{-1} \text{ sv.t}$ kod kultivara Gala Galaxy (Slika 28.B) do $17,49 \text{ nmol g}^{-1} \text{ sv.t}$ kod kultivara Jonagold Novajo (Slika 28.A). Najviše vrijednosti koncentracije TBARS u svim mjesecima su izmjerene kod kultivara Gold Rush a najniže vrijednosti kod kultivara Jonagold Novajo.

3.4. Rodnost jabuka

U Tablici 24 prikazani su podaci o prirodni istraživanih kultivara jabuka u 2014. i 2015. godini. U 2014. godini najveći prirod imao je kultivar Jonagold Novajo (11,6 kg/stablu), a najniži kultivar Red Chief Camspur (1,8 kg/stablu). U 2015. godini kultivar Gold Rush imao je najveći prirod s 17,8 kg/stablu dok je najniži prirod imao kultivar Red Chief Camspur s 5,3 kg/stablu.

U Tablici 25.A i B prikazana je analiza varijance za prirod jabuka, gdje se ističe statistički značajna razlika ($p < 0,01$) između kultivara u obje godine. Statistički značajna razlika između godina utvrđena je kod svih kultivara osim kod Jonagold Novajo, što je prikazano u Tablici 46. u Prilogu.

Tablica 24. Prirod jabuka

Prirod (kg/stablu)					
Kultivar	Jonagold Novajo	Golden Delicious Klon B	Gala Galaxy	Red Chief Camspur	Gold Rush
2014. godina	11,6	9,2	7,8	1,8	6,5
2015. godina	12,0	15,2	12,5	5,3	17,8

Tablica 25. Analiza varijance za parametar rodosti jabuka u 2014. (A) i 2015. (B) godini.

A

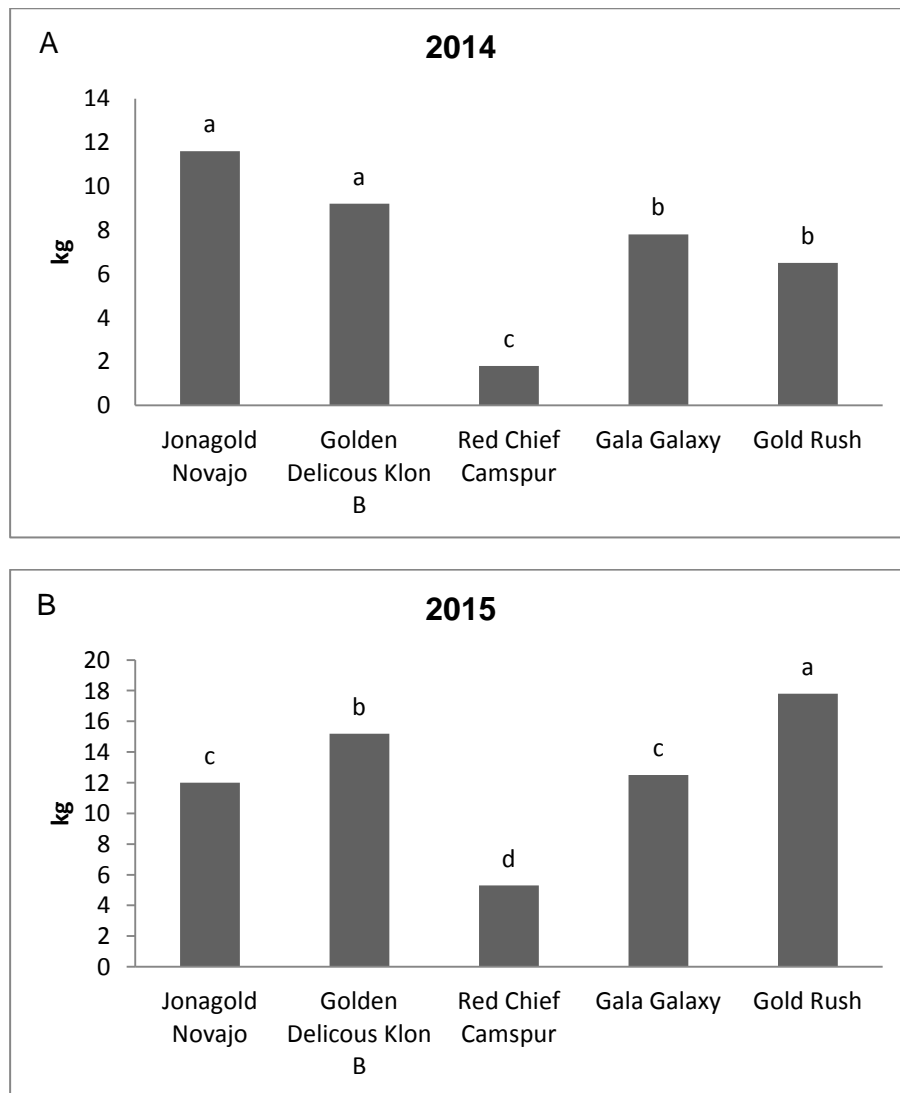
Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Repeticija	9	0,94
Kultivar	4	15,58**

** razina značajnosti 0.01

B

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	F vrijednost
Repeticija	9	1,42
Kultivar	4	38,77**

** razina značajnosti 0.01



Slika 28. Srednje vrijednosti priroda u kg po stablu, ispitivanih kultivara jabuka u 2014. godini (A) (LSD=2,66) i 2015. godini (B) (LSD=2,15). Rezultati označeni različitim slovima međusobno se statistički značajno razlikuju.

Slika 28.A i B prikazuje LSD test za prirod jabuka, za svaku godinu posebno. U 2014. godini je utvrđeno da se kultivari Jonagold Novajo i Golden Delicious Klon B statistički nisu značajno razlikovali, kao ni kultivari Gala Galaxy i Gold Rush, dok se kultivar Red Chief Camspur statistički značajno razlikovao od ostalih istraživanih kultivara (Slika 28.A).

U 2015. godini nije utvrđena statistički značajna razlika u prirodu između kultivara Gala Galaxy i Jonagold Novajo, dok su se Gold Rush, Golden Delicious Klon B i Red Chief Camspur međusobno značajno razlikovali (Slika 28.B).

4. Rasprava

Voćke su u voćnjacima vrlo često izložene stresnim okolišnim faktorima koji negativno utječu na njihov razvoj i produktivnost. Tijekom ljetnih mjeseci sunčevo zračenje je izrazito visoko i često premašuje količinu svjetlosti koju stablo može iskoristiti. U kombinaciji s visokim ljetnim temperaturama dolazi do abiotskog stresa što negativno utječe na prirodu i kvalitetu ploda. Proizvodnja i stabilnost priroda jabuke ograničena je uglavnom visokom temperaturom, visokim intenzitetom svjetlosti i sušom. Jabuka zahtjeva srednju ljetnu temperaturu oko 20 °C za normalan tijek fizioloških procesa, formiranje cvjetnih pupova, rodnost i dozrijevanje. Maksimalni intenzitet fotosinteze jabuke postiže se na temperaturi od 20 °C do 30 °C i pri jačini svjetlosti od 12 000 lx (Mišić, 1994.). Odgovori biljaka na stres su nespecifični i genetski uvjetovani. Smanjenje fotosinteze i inhibicija mnogih molekularnih procesa u biljci su rani indikatori nepovoljnih utjecaja okoline u kojoj se biljke nalaze (Olšovska i Brestić, 2001.), stoga različite fiziološke reakcije kultivara jabuke mogu poslužiti za istraživanje tolerantnih kultivara na toplinski stres i stres uzrokovan suviškom svjetlosti.

Mjerenje fluorescencije klorofila predstavlja učinkovitu i nedestruktivnu metodu za procjenu negativnih učinaka visoke temperature i drugih abiotskih stresnih faktora na fotosintetski aparat (Maxwell i Johnson, 2000.). Ono daje podatke o funkciji PS II, čije je oštećenje je prvi znak da je biljka pod utjecajem stresa. Fotosustav II daje podatke o sposobnosti biljke da podnosi stres (Hala i sur., 2010.). Kako bi izbjegli negativan utjecaj stresa, važno je procijeniti stupanj oštećenja u fiziološkim procesima jabuke izazvanog stresom. Stoga je 2013. godine ova metoda korištena za preliminarno istraživanja fotosintetske učinkovitosti i utjecaja abiotskog stresa između 41 genotipa jabuka (Slika 7.), nakon čega je odabrano 5 kultivara za daljnja istraživanja. Istraživane su promjene u fotokemijskim mehanizmima kultivara jabuka radi procjene učinkovitosti i prilagodljivosti različitih kultivara jabuke pri povišenim temperaturama tijekom ljetnih mjeseci, a time je napravljena procjena vitalnosti kultivara jabuke *in vivo*.

Učinkovitost fotosintetskog aparata pod utjecajem okolinskog stresa može se prikazati pomoću OJIP krivulje. OJIP test se koristi za *in vivo* istraživanje funkcije cijelog PS II uključujući apsorpciju, „trapping“ i elektronski transport kao i ponašanja pojedinih komponenti PS II u stresnim uvjetima (Strasser i sur., 2004.).

U ovom radu OJIP test je korišten radi istraživanja utjecaja toplinskog stresa i stresa od suviška svjetlosti kod pet kultivara jabuka. Fotosintetska učinkovitost je mjerena prijevodne i poslijepodne tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine na listovima slijedećih kultivara: Jonagold Novajo, Golden Delicious Klona B, Red Chief Campur, Gala Galaxy i Gold Rush. Kombiniranjem metode mjerenje fluorescencije klorofila a i analize koncentracije fotosintetskih pigmenta istraživana je funkcija

fotosintetskog aparata odabranih kultivara i njihova otpornost na toplinski stres i suvišak svjetlosti.

OJIP krivulje su vrlo osjetljive na stres koji nastaje uslijed promjena u okolišu. Za mjerenja u 2014. godini u lipnju, srpnju i kolovozu krivulje su zadržale tipičan oblik budući da su se prosječne temperature tijekom mjerenja kretale od 21°C do 32°C uz globalno zračenje od 348 W/m² do 924 W/m². U 2015. godini zabilježene su više temperature posebno tijekom mjerenja poslijepodne u srpnju i kolovozu, s prosječnom temperaturom 35 °C i globalnim zračenjem 880 W/m² u srpnju i 820 W/m² u kolovozu (Tablica 3.). Tijekom prijednevnog mjerenja u srpnju 2015. godine svi kultivari su pokazali tipičan oblik normalizirane OJIP krivulje, dok su poslijepodne zabilježena odstupanja od tipičnog oblika. Odstupanja su zabilježena u J i I koracima. J korak se pojavljuje uslijed akumulacije Q_A^- zbog inhibicije elektronskog transporta iza Q_A^- i predstavlja trenutni maksimum Q_A^- , dok I korak predstavlja daljnju redukciju Q_A i Q_B (Govindje, 1995.). Najveći porast intenziteta u J koraku zabilježen je kod kultivara Jonagold Novajo, Golden Delicious Klon B i Gold Rush a najniži kod Red Chief Camspur i Gala Galaxy. Također se iz krivulje vidi da je kod kultivara Jonagold Novajo, Golden Delicious Klon B i Gold Rush došlo do pada intenziteta fluorescencije na I stupnju (Slika 21.). Smanjenje maksimalnog kvantnog prinosa PS II (F_v/F_m) i oštećenje OEC kompleksa se manifestira pojavom K stupnja pri 300μs na OJIP krivulji. Pojava K stupnja je tipična uslijed djelovanja toplinskog stresa i uočena je kod mnogih biljnih vrsta poput ječma (Lazar i Ilik, 1997.), pšenice (Mathur i sur., 2011.) i breskve (Martinazzo i sur., 2012.). Mjerenjem fluorescencije klorofila a, u srpnju 2015. godine, na pet različitih kultivara, K stupanj na OJIP krivulji nije zabilježen. Ovi rezultati se podudaraju s istraživanjem autora Yan i sur. (2011.), koji istraživanjem toplinskog stresa na listovima sirka nisu zabilježili K korak. To upućuje na otpornost donorske strane PS II na toplinski stres kao i to da su kultivari bili izloženi umjerenom toplinskom stresu, koji je uzrokovao malo oštećenje OEC kompleksa bez vidljive pojave K stupnja na OJIP krivulji.

Varijabilna fluorescencija (V_j) na J stupnju nakon 2 ms predstavlja vjerojatnost kojom uhvaćeni eksciton pokreće elektron u transportni lanac elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A . Vrijednost (V_j) se povećava kada je reoksidacija Q_A ograničena pri čemu dolazi do akumulacije Q_A , što uzrokuje smanjenje elektronskog transporta (Strasser i sur., 2004.). Vrijednosti parametra V_j su značajno porasle u mjerenju poslijepodne u odnosu na prijedne u svim mjesecima i kod svih kultivara. LSD testom za srpanj 2015. godine utvrđeno je da je parametar V_j najviše porastao kod kultivara Gold Rush, Jonagold Novajo i Golden Delicious Klon B (Slika 10.E), što je uzrokovalo niže vrijednosti elektronskog transporta kod navedenih kultivara (Slika 16.E). Vrijednosti varijabilne fluorescencije na I stupnju (V_i) u obje godine, u poslijepodnevnom satima tijekom srpnja i kolovoza su smanjene, dok se u lipnju vrijednost ovog parametra poslijepodne povećava (Slika 11.) Smanjenje parametra (V_i) pod utjecajem visoke temperature i povišene svjetlosti u srpnju i kolovozu (Tablica 3.) upućuje na smanjeni transport elektrona na akceptorskoj strani PS II (Lu

i Vonshak, 1999.). Povećanje parametra V_i kod svih kultivara u lipnju 2014. i 2015. godine (Slika 7.A i D) ukazuje na akumulaciju reduciranog Q_A i plastokinona uslijed inhibicije daljnjeg transporta elektrona (Strasser i sur., 2004.). Do povećanja vrijednosti parametra V_i u lipnju najvjerojatnije je došlo zbog mlađih listova, budući da je u prijašnjim istraživanjima utvrđena niža vrijednost ovog parametra kod mlađih listova brijesta (Jiang i sur., 2006.) i smokve (Mlinarić, 2016.). Pretpostavlja se da mlađi listovi sadrže više razine Q_B nereducirajućih reakcijskih središta, koji uzrokuju niži transport elektrona iza primarnog akceptora.

Maksimalni kvantni prinos fotosustava II (F_v/F_m) predstavlja maksimalnu efikasnost fotosustava II, ali samo primarne fotokemijske reakcije. Vrijednosti ovog parametra u listovima koji nisu pod stresom kreću se od 0,75 do 0,83 i smatra se da je njihov fotosintetski aparat funkcionalan (Krause i Weis, 1991.). Parametar F_v/F_m koristi se kao indikator fotosintetske aktivnosti kod biljaka. Smanjenje ovog parametra ukazuje da je došlo do oštećenja PS II.

Prijašnja istraživanja su pokazala da smanjenje parametra (F_v/F_m) osim što ovisi o režimu stresa ovisi i o vrsti biljke. Law i Crafts-Brander (1999.) su utvrdili da je F_v/F_m u listovima pamuka znatno smanjen samo kod temperature iznad 40 °C; mjerenjem fluorescencije u listovima pšenice ustanovljeno je da je F_v/F_m smanjen pri temperaturi 35 °C (Crafts-Brander i Salvuci, 2002.); u listovima kruške F_v/F_m je smanjen pri temperaturi 40 °C (Dong Feng i sur., 2013.). U ovom istraživanju značajno smanjenje parametra (F_v/F_m) tijekom poslijepodnevnog mjerenja, kod svih kultivara, uočeno je samo u srpnju i kolovozu 2015. godine kada su zabilježene najviše temperature (35 °C) (Slika 13.E i F). Najviše vrijednosti ovog parametra imao je kultivar Gold Rush dok je najniže vrijednosti imao kultivar Red Chief Camspur. Rezultati pokazuju da izlaganjem kultivara jabuka na temperaturi 35 °C uz suvišak svjetlosti dolazi do značajnog smanjenja (F_v/F_m). Vrijednosti parametra (F_v/F_m) izmjenjenog u srpnju 2015. godine prijepodne kretale su se od 0,79 do 0,85 a poslijepodne od 0,69 do 0,82 (Tablica 31. u Prilogu). Do smanjenja (F_v/F_m) dolazi zbog smanjene apsorpcije pobuđene energije od strane RC PS II te oštećenja OEC kompleksa i akceptorske strane PS II (Lu i Zhang, 2000.; Mathur, 2011.). Smanjenje (F_v/F_m) je popraćeno porastom F_0 što se povezuje sa razdvajanjem LHC kompleksa i RC PS II, što rezultira blokiranjem elektronskog transporta do reakcijskog centra PS II (Briantais i sur., 1996.; Mathur, 2011.).

F_0 je inicijalna fluorescencija koja predstavlja intenzitet fluorescence izmjeren u uvjetima tame kada su sva reakcijska središta PS II otvorena i njen porast se obično koristi za određivanje kritične točke pri povišenim temperaturama (Willits i Peet, 2001.). Iz rezultata je vidljivo da kultivari s nižom vrijednošću (F_v/F_m) poput Red Chief Camspur i Gala Galaxy imaju više vrijednosti F_0 za razliku od kultivara s višim vrijednostima parametra (F_v/F_m) Gold Rush i Golden Delicious Klon B, kod kojih su zabilježene niže vrijednosti parametra F_0 (Tablica 26. u Prilogu). Statistička analiza pokazuje da postoji značajna razlika između minimalne fluorescencije izmjerene prijepodne gdje su vrijednosti niže u odnosu na povišene vrijednosti ovog parametra

izmjenog poslijepodne, što se vidi na Slici 8. Također je vidljivo da je kod kultivara Gala Galaxy koji je u srpnju 2015. godine imao najnižu vrijednost F_v/F_m (0,69) najizraženije došlo do promjene vrijednosti parametra F_0 , budući da se vrijednost F_0 poslijepodne pod utjecajem suviška svjetlosti i visoke temperature povećala za 21 % (Slika 8.E). To ukazuje da je kultivar Gala Galaxy između svih kultivara pokazao najmanju tolerantnost na visoke temperature i suvišak svjetlosti. Kultivar Gold Rush je imao najmanju razliku između mjerenja prijepodne i poslijepodne (12%) što ukazuje na njegovu najveću tolerantnost na toplinski stres i suvišak svjetlosti (Slika 8.E). Ovi rezultati su u skladu s rezultatima autora Feng i sur. (2014.) koji su istraživanjem toplinskog stresa na listovima dvaju kultivara pšenice ustanovili da je kultivar kod kojeg se pod utjecajem toplinskog stresa F_0 malo promjenio, pokazao veću tolerantnost na toplinski stres.

Za razliku od minimalne fluorescencije, maksimalna fluorescencija (F_m) povećanjem temperature i intenziteta svjetlosti u poslijepodnevnim mjerenjima kod svih kultivara opada. Značajan pad vrijednosti parametra (F_m) kod svih kultivara ukazuje na inhibiciju OEC aktivnosti uslijed povišene temperature i suviška svjetlosti (Lazar, 1999.; Goncalves i sur., 2007.).

Iako je analiza vraijance pokazala da nema statistički značajne razlike između godina za parametar F_v/F_m kod svih kultivara (Tablica 46. u Prilogu), LSD testom za svaki mjesec posebno je utvrđeno da kombinacija visoke temperature i suviška svjetlosti ima signifikantan utjecaj na (F_v/F_m) koji povećanjem temperature i svjetlosti poslijepodne značajno opada te dolazi do fotoinhibicije (Slika 13.E i F). Tijekom 2014. godine u lipnju, srpnju i kolovozu, kao i u lipnju 2015. godine kada su kultivari jabuka bili izloženi samo pojačanoj svjetlosti i umjerenim temperaturama (Tablica 3.), kod parametra (F_v/F_m) nije zabilježena statistički značajna razlika u mjerenju prijepodne i poslijepodne (Slika 13.A, B, C, D). U srpnju i kolovozu 2015. godine kada su kultivari bili izloženi visokoj količini svjetlosti i visokoj temperaturi, (F_v/F_m) se značajno smanjio (Slika 13.E i F), što se može povezati s utjecajem visokih temperatura na RC fotosustava II (Mathura, 2011.). Do smanjenja (F_v/F_m) došlo je zbog inaktivacije fotokemije PS II ili povećane disipacije toplinske energije iz PS II (Adams, 2013.). Iz rezultata se može vidjeti da su vrijednosti niže od 0,75 izmjerene samo kod kultivara Red Chief Camspur (0,71) i Gala Galaxy (0,69), stoga se može zaključiti da pri povišenoj temperaturi (35 °C) i suvišku svjetlosti fotosustav II kod ovih kultivara nije bio funkcionalan. Ovi rezultati su u skladu s rezultatima istraživanja toplinskog stresa i suviška svjetlosti na krizantemama gdje je također zabilježen značajan pad vrijednosti (F_v/F_m) pri temperaturi 38 °C i suvišku svjetlosti (Janka, 2013.). Iako su i u kolovozu 2015. godine zabilježeni slični klimatski uvjeti (temperatura 35 °C i globalno zračenje 876 W/m²) (Tablica 3.), vrijednosti (F_v/F_m) su u kolovozu bile više u odnosu na srpanj i kretale su se od 0,77 do 0,85 (Tablica 31. u Prilogu). Može se zaključiti da su odmicanjem sezone listovi jabuke postali tolerantniji na toplinski i svjetlosni stres. Do istog zaključka došli su Duan i sur. (2015.), koji su usporedbom vrijednosti (F_v/F_m) na listovima jabuka izmjerenih u lipnju, srpnju i

kolovozu uočili da se u kolovozu vrijednosti (F_v/F_m) smanjuju znatno sporije pri visokim temperaturama u odnosu na vrijednosti izmjerene u lipnju i srpnju, te su zaključili da je aklimatizacijom listova jabuke na sezonske promjene došlo do poboljšanja termotolerancije reakcijskih središta PS II i PS I više nego termotolerancije antena.

Uslijed djelovanja toplinskog stresa i suviška svjetlosti došlo je do povećanja slijedećih parametara: apsorpcije po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC), rasipanje po aktivnom reakcijskom središtu (DI_0/RC) i protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR_0/RC), te do smanjenja elektronskog transporta po RC (ET_0/RC) (Slike 14., 15., 16. i 17.).

Apsorpcija po aktivnom RC predstavlja ukupnu količinu svjetlosti koju molekule klorofila mogu apsorbirati podijeljeno s brojem aktivnih reakcijskih središta i uvjetovana je omjerom aktivnih i neaktivnih RC, te kako broj inaktivnih centara raste, omjer ABS/RC također raste (Strasser i sur., 2000.; Mathur, 2011.). Iz Tablice 32. u Prilogu se vidi da je kod svih kultivara došlo do značajnog povećanja (ABS/RC) u svim mjerenjima poslijepodne u odnosu na mjerenje prijepodne. Najviše vrijednosti ovog parametra su izmjerene kod kultivara s najnižim maksimalnim kvantnim prinomom, Red Chief Camspur i Gala Galaxy. Također se može vidjeti da su vrijednosti ovog parametra više u 2015. godini, posebno u srpnju i kolovozu kada su zabilježene najviše temperature (35 °C) (Slika 14.E i F), te je utvrđena statistički značajna razlika između godina kod svih kultivara (Tablica 46. u Prilogu).

Uz pad F_v/F_m i povećanje apsorpcije došlo je do povećanja protoka uhvaćenih fotona (TR_0/RC). Zbog visokog protonskog gradijenta kroz tilakoidne membrane dolazi do strukturalnih promjena reakcijskih središta u tzv. „tihanja“ središta, što upućuje da je došlo do inaktivacije dijela reakcijskih središta, pri čemu dobivaju disipacijsku ulogu i oslobađaju energiju u obliku topline što utječe na pojačanu disipaciju po reakcijskom središtu (Strasser i sur., 2004.). TR_0/RC predstavlja maksimalnu brzinu kojom je eksciton uhvaćen od strane RC, odnosno protok uhvaćenih fotona po RC (Stirbet i Strasser, 1996.). Statističkom analizom (Tablica 11.) je utvrđena značajna razlika u mjerenjima prijepodne i poslijepodne, odnosno povećanjem količine svjetlosti i temperature došlo je do povećanja parametra TR_0/RC . Povećanje omjera TR_0/RC upućuje da je sav Q_A reduciran te da zbog suviška svjetlosti i toplinskog stresa nije u mogućnosti oksidirati natrag, odnosno reoksidacija Q_A je inhibirana tako da Q_A nemože prenijeti elektrone do Q_B uslijed čega dolazi do gubitka energije disipacijom (Mathur i sur., 2013.). U ovom istraživanju je utvrđeno da su najveće vrijednosti ovog parametra zabilježene kod kultivara Red Chief Camspur i Gala Galaxy a najniže kod kultivara Golden Delicious Klona B i Gold Rush (Tablica 33. u Prilogu, Slika 15.E), što je uzrokovalo višu disipaciju kod kultivara Red Chief Camspur i Gala Galaxy, odnosno nižu disipaciju kod kultivara Golden Delicious Klona B i Gold Rush (Tablica 35. u Prilogu, Slika 17.E).

DI_0/RC predstavlja omjer ukupne disipacije ekscitacijske energije iz svih RC u odnosu na broj aktivnih RC. Disipacija se javlja kao suvišak fotona koje RC nemogu primiti. Na disipaciju također utječe omjer aktivnih i neaktivnih RC. Rastom inaktivnih RC, raste DI_0/RC jer inaktivni centri nisu u mogućnosti „hvatati“ fotone tako da se povećava broj „neuhvaćenih“ fotona. U ovom istraživanju porast količine svjetlosti i temperature uzrokovao je povišenu disipaciju u svim poslijepodnevnim mjerenjima (Slika 17.) Najviše vrijednosti ovog parametra imali su kultivari s najnižim F_v/F_m vrijednostima Red Chief Camspur i Gala Galaxy, a najniže Gold Rush i Golden Delicious Klon B (Tablica 35. u Prilogu). Iako je F testom za parametar DI_0/RC utvrđeno da nema statistički značajne razlike u mjerenjima iz 2015. godine između kultivara, LSD testom za mjerenje u srpnju i kolovozu 2015. godine je pokazano da se kultivari Gold Rush, Jonagold Novajo i Golden Delicious Klon B statistički razlikuju od kultivara Gala Galaxy i Red Chief Camspur. Odnosno, kultivari Gold Rush, Jonagold Novajo i Golden Delicious Klon B imaju niže vrijednosti DI_0/RC u odnosu na Gala Galaxy i Red Chief Camspur, što upućuje na njihovu bolju toleranciju na stres uzrokovan višim temperaturama i suviškom svjetlosti (Slika 17.E i F).

ET_0/RC predstavlja elektronski transport po RC i on odražava aktivnosti samo aktivnih RC (Force i sur., 2003.; Misra i sur., 2001.). Elektronski transport se pri povećanoj količini svjetlosti i povišenoj temperaturi smanjio ili ostao nepromjenjen kod svih kultivara (Slika 16.) Opadanje vrijednosti parametra ET_0/RC ukazuje na smanjenu sposobnost redukcije iza primarnog akceptora elektrona (Q_A), što utječe na smanjenje vrijednosti PI_{ABS} (Lu i Zhang, 1998.). Statistički značajna razlika između godina dokazana je kod svih kultivara osim kod Red Chief Camspur što se vidi u Tablici 46. u Prilogu. Analiza varijance za parametar ET_0/RC u Tablici 12.A i B je pokazala da u 2014. godini pri umjerenim temperaturama i povećanoj svjetlosti nije bilo statistički značajne razlike između mjerenja prijepodne i poslijepodne, za razliku od mjerenja u 2015. godini gdje je pri povišenim temperaturama utvrđena značajna razlika, pa se pretpostavlja da je na smanjenje elektronskog transporta u poslijepodnevnom mjerenju kod svih kultivara utjecala povišena temperatura u kombinaciji sa suviškom svjetlosti (Slika 16.E i F). Kultivari s višim vrijednostima elektronskog transporta (ET_0/RC) su kultivari Red Chief Camspur i Gala Galaxy dok niže vrijednosti imaju kultivari Gold Rush i Golden Delicious Klon (Tablica 34. u Prilogu). Budući da je elektronski transport zastupljen samo na aktivnim centrima, povišene vrijednosti ET_0/RC ukazuju da se povećao broj inaktivnih centara te da Q_A nemože učinkovito prenijeti elektrone do Q_B , što znači da se omjer ET_0/RC povećao ali je pri tome učinkovitost elektrona smanjena (Mathur, 2011.).

Smanjenje elektronskog transporta pri suvišku svjetlosti i povišenoj temperaturi (Slika 16.) u skladu je s povećanjem DI_0/RC (Slika 17.), jer ukoliko je elektronski transport smanjen, za fotosintezu se može učinkovito iskoristiti samo dio energije koju apsorbiraju LHC PS II pri čemu se stvara višak pobudne energije. Suvišak energije se pretvara u toplinu kako bi se izbjeglo oštećenje fotosintetskog aparata. Slične rezultate zabilježili su Martinazzo i sur. (2012.) koji su istraživanjem toplinskog stresa

na listovima breskve također uočili uz pad F_v/F_m povećanje parametara ABS/RC, TR_0/RC ali i ET_0/RC . Mathur i sur. (2011.) su kao rezultat toplinskog stresa ustanovili povećanje ABS/RC, TR_0/RC , ET_0/RC i DI_0/RC . Istraživanjem dnevnih varijacija fotosintetske učinkovitosti na listovima riže uz pad parametra F_v/F_m poslijepodne zabilježeno je smanjenje ET_0/RC i povećanje parametra DI_0/RC (Panda, 2011.).

Parametar gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS_0) je od svih parametara najviše oscilirao tijekom svih mjerenja. Iz Tablice 8.A vidi se značajna razlika između mjerenja prijevodne i poslijepodne ali vrijednosti ovog parametra u lipnju 2014. godine rastu, dok u srpnju i kolovozu opadaju pod utjecajem suviška svjetlosti i povišene temperature (Slika 12.A, B i C). Pretpostavka je da je do smanjenja RC/CS_0 došlo tek pod utjecajem viših temperatura budući da je u lipnju prosječna temperatura poslijepodne iznosila 24 °C, u srpnju 32 °C i kolovozu 29 °C (Tablica 3.). Analizom varijance utvrđena je značajna razlika između godina kod svih kultivara (Tablica 46. u Prilogu) te je u mjerenjima iz 2015. godine (Tablica 8.B) utvrđeno da nema značajne razlike između mjerenja prijevodne i poslijepodne i kultivara ali je LSD testom potvrđena značajna razlika u kolovozu (Slika 12.F). Gledano kroz sva mjerenja izdvaja se kultivar s najvišim vrijednostima - Jonagold Novajo i kultivar sa najnižim vrijednostima parametra - Red Chief Camspur (Slika 12.A, B, C, D, E).

Smanjenje vrijednosti parametra RC/CS_0 rezultira povećanjem ABS/RC, TR_0/RC , i DI_0/RC (Ali i sur., 2006.), što je potvrđeno i u ovom istraživanju (Slika 12.,14.,15. i 17.) U istraživanju Nussbaum i sur. (2001.), do povećanja parametra ABS/RC je došlo zbog inaktivacije dijela reakcijskih središta, gdje je dio aktivnih reakcijskih središta Q_A prešao u neaktivna Q_B , uslijed strukturnih promjena reakcijskih središta u „tiha“ središta koja mogu učinkovito hvatati pobudnu energiju i oslobađati je u obliku topline i pri tome dolazi do povećanja vrijednosti DI_0/RC (Strasser i sur., 2004.). Neaktivna reakcijska središta utječu na smanjenje primarne fotosintetske učinkovitosti i smanjenje maksimalnog prinosa PS II (Demetriou i sur., 2007.) što je prikazano na Slici 14. i 21.

F_v/F_m za većinu biljaka koje rastu u uvjetima bez utjecaja stresa je približno 0,83 (Björkman i Demmig, 1987.). Vrijednosti manje od 0,83 ukazuju na to da biljke rastu pod utjecajem stresa i da je došlo do oštećenja RC PS II. Ovaj parametar se u mnogim istraživanjima koristi kao indikator fotoinhibicije (Basu i sur., 1998.; He i sur., 1996.). U ovom istraživanju parametar F_v/F_m se nije pokazao kao osjetljiv parametar za detekciju toplinskog stresa i suviška svjetlosti na različitim kultivarima jabuka, budući da je samo u srpnju i kolovozu 2015. godine utvrđena razlika između mjerenja prijevodne i poslijepodne kao i razlika među kultivarima te se između svih parametara JIP testa F_v/F_m pokazao kao najmanje osjetljiv parametar na istraživane stresne uvjete.

Za ovo istraživanje kao puno osjetljiviji parametar na stresne uvjete pokazao se indeks fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) koji obuhvaća tri ključna parametra za fotosintetsku aktivnost: omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i

koncentracije antena klorofila (RC/ABS), omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanje energije (TR_0/DI_0) i transport elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0/(TR_0-ET_0)$) (Strasser i sur., 2004.). Iz Slika 18., 19. i 20. vidi se da postoji značajna razlika u mjerenjima prijedodne i poslijepodne kod svih kultivara za sva tri parametra (RC/ABS, TR_0/DI_0 , $ET_0/(TR_0-ET_0)$), te da je došlo do značajnog smanjenja vrijednosti sva tri parametra pod utjecajem suviška svjetlosti i povišene temperature.

Parametar RC/ABS predstavlja gustoću aktivnih reakcijskih središta na osnovi klorofila (Clark, 2000.). Kod parametra RC/ABS statistički značajna razlika postoji i između mjeseci u kojima je vršeno mjerenje jer je uslijed povišene temperature došlo i do smanjenja vrijednosti RC/ABS, stoga su najniže vrijednosti ovog parametra kod svih kultivara zabilježene u srpnju 2015. godine pri temperaturi 35 °C (Slika 18.E). Martinazzo i sur. (2012.) su istraživanjem toplinskog stresa na listovima breskve ustanovili da niže vrijednosti PI_{ABS} mogu biti rezultat apsorpcije od strane inaktivnih reakcijskih središta što je rezultiralo nižim vrijednostima parametra RC/ABS. Ovaj zaključak je potvrđen i u ovom istraživanju budući da su najviše vrijednosti parametra RC/ABS u poslijepodnevnom mjerjenju imali kultivari s višim vrijednostima PI_{ABS} poput Gold Rush i Golden Delicious Klon B, a najniže Red Chief Camspur i Gala Galaxy, kultivari sa nižim vrijednostima PI_{ABS} (Slika 18. i 21., Tablica 36. u Prilogu).

Parametar TR_0/DI_0 je pokazao značajno smanjenje u poslijepodnevnom mjerjenju pod utjecajem povišene temperature i suviška svjetlosti kod svih kultivara osim kod kultivara Red Chief Camspur, kod kojeg je u lipnju 2015. godine zabilježen značajan porast ovog parametra (Slika 19.). Iako je analizom varijance utvrđeno da u mjerjenjima u 2015. godini nema statistički značajnog utjecaja kultivara, LSD test za svaki mjesec posebno je pokazao da se kultivari Red Chief Camspur i Gala Galaxy pod utjecajem visoke temperature statistički razlikuju od kultivara Gold Rush, Golden Delicious Klon B i Jonagold Novajo (Slika 19.E i F). Najveći porast ovog parametra u poslijepodnevnom mjerjenju zabilježen je kod kultivara Gold Rush a najniže vrijednosti su utvrđene kod Gala Galaxy i Red Chief Camspur. Za pretpostaviti je da je na smanjenje parametra TR_0/DI_0 utjecao porast disipacije pa je iz tog razloga i kod kultivara Red Chief Camspur u lipnju 2015. godine zabilježen značajan porast ovog parametra, budući da kod njega nije zabilježen porast disipacije u poslijepodnevnom mjerjenju, odnosno nije bilo statistički značajne razlike između mjerenja prijedodne i poslijepodne (Slika 17.D). Slične rezultate su dobili Lepeduš i sur. (2009.) istraživajući fotosintetsku učinkovitost u mutantima *Arabidopsis Thaliana* s eliminiranim proteinom CYP38 koji su zaključili da pod utjecajem svjetlosnog stresa na smanjenje vrijednosti PI_{ABS} najviše utječe parametar TR_0/DI_0 na kojeg utječe porast disipacije energije.

Parametar transport elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0/(TR_0-ET_0)$) je pokazao značajno smanjenje vrijednosti kod svih kultivara tijekom svih mjerenja (Slika 20.A, B, C, D, E i F). U mjerjenjima poslijepodne najvišu vrijednost ovog parametra imao je kultivar Gold Rush koji se statistički razlikuje od ostalih kultivara.

Budući da su listovi svih kultivara pokazali značajno smanjenje vrijednosti sva tri parametra (RC/ABS , TR_0/DI_0 i $ET_0/(TR_0-ET_0)$) za pretpostaviti je da su sva tri parametra utjecala na pad fotosintetske učinkovitosti.

Vrijednosti parametra PI_{ABS} su se značajno smanjile kod svih kultivara uslijed djelovanja suviška svjetlosti i povišene temperature što se vidi u Tablici 17. Prema Wise i sur. (2004.), do značajnog smanjenja intenziteta fotosinteze dolazi kod svakog dodatnog porasta stupnja temperature što potvrđuju rezultati koji pokazuju značajne razlike u vrijednostima PI_{ABS} između mjeseci, jer su vrijednosti PI_{ABS} pod utjecajem visokih temperatura ($35\text{ }^\circ\text{C}$) bile značajno niže (Tablica 39. u Prilogu).

Pod utjecajem stresnih uvjeta kultivar Gold Rush se u svim mjerenjima, osim u lipnju 2015. godine izdvaja kao kultivar s najvišom fotosintetskom učinkovitošću, dok se kultivari Red Chief Camspur i Gala Galaxy izdvajaju kao kultivari sa najnižom fotosintetskom učinkovitošću (Slika 21.). U lipnju 2015. godine u prijepodnevnom mjenju (Slika 21. D) zabilježene su niže vrijednosti PI_{ABS} kod kultivara Gold Rush u odnosu na druge kultivare, zbog utjecaja pesticida na fotosintetsku učinkovitost. Budući da se istraživanje provodilo u vanjskim, nekontroliranim uvjetima uz redovitu primjenu zaštite voćaka, došlo je do pogreške, odnosno tijekom mjerenja su poprskana stabla kultivara Gold Rush što se odrazilo na njegovu nižu fotosintetsku učinkovitost. U srpnju 2015. godine kada su kultivari bili izloženi najvišim temperaturama i povišenoj svjetlosti kultivar Gold Rush se statistički značajno razlikovao od ostalih kultivara s najvišom fotosintetskom učinkovitošću (1,54) u odnosu na Jonagold Novajo (1,28) i Golden Delicous Klon B (1,35) te Gala Galaxy (0,92) i Red Chief Camspur (0,99) (Tablica 39. u Prilogu, Slika 21.E).

Sadržaj klorofila je važan fiziološki pokazatelj fotosintetskog potencijala biljke i indikator okolišnog stresa. Fotosintetski pigmenti su unutarnji čimbenici koji mogu ograničiti aktivnost fotosinteze. Sadržaj klorofila je vrlo bitan jer utječe na fotosintetsku učinkovitost i prinos biljaka budući da proizvodnja biomase ovisi o veličini lista i njegovoj strukturi, uključujući sadržaj klorofila, karotenoida i njihovu funkciju (Nelson, 1988.). Snižene vrijednosti klorofila *a* i *b* kao i odnos klorofila *a* / *b* mogu se povezati s poremećajima u strukturi kloroplasta (Yordanov i sur., 1997.). Biljke imaju sposobnost podešavanja LHC *a* / *b* proteinskih kompleksa ovisno o zračenju (Leong i Anderson, 1983.), što se očituje u promjeni omjera koncentracija klorofila *a* i *b*. Koncentracija i omjer fotosintetskih pigmenata su u korelaciji sa zračenjem kojim su biljke izložene u svom prirodnom staništu. Biljke koje rastu pri niskim količinama svjetlosti imaju veći sadržaj klorofila i niži omjer koncentracija klorofila *a* / *b*, kako bi povećale efikasnost apsorpcije svjetla u odnosu na biljke izložene jakom zračenju (Anderson, 1986.).

Iz dobivenih rezultata je vidljivo da nema značajne promjene u koncentraciju klorofila *a*, *b* i ukupnih klorofila u mjerenjima prijepodne i poslijepodne ali je zabilježena razlika između kultivara (Tablice 18., 19. i 20.). Kao kultivar s najvećom koncentracijom klorofila *a*, *b* i ukupnih klorofila izdvaja se Gold Rush, kod kojeg je u

2015. godini zabilježen i blagi porast koncentracije pigmenata poslijepodne u odnosu na prijepodne (Slika 23., 24. i 25.D, E i F). Ovo povećanje koncentracije klorofila može biti povezano s adaptacijom LHC kompleksa na stresne uvjete. Povećanje koncentracije klorofila *a* pri povišenim temperaturama utvrdili su i drugi autori istraživanjem toplinskog stresa na tri kultivara rajčice (Camejo i Torres, 2001.) kao i kod limuna (Martin i sur., 1995.). Što je veći sadržaj klorofila fotosinteza je učinkovitija zbog veće količine apsorbirane svjetlosne energije. Smanjena degradacija klorofila u uvjetima povišene svjetlosti i temperature kod kultivara Gold Rush u odnosu na ostale kultivare upućuje na to da kultivar Gold Rush ima bolji apsorpcijski kapacitet. Slične rezultate su dobili Feng i sur. (2014.), koji su istraživanjem toplinskog stresa na dva kultivara pšenice ustanovili da kultivar s manjom degradacijom klorofila ima veću otpornost na toplinski stres. Kod kultivara Gala Galaxy koji je imao najniže vrijednosti F_v/F_m (0,69) u srpnju 2015. godine, zabilježen je najveći pad u koncentraciji klorofila uslijed toplinskog i svjetlosnog stresa, što je u skladu s prijašnjim istraživanjima gdje je pod utjecajem svjetlosnog i toplinskog stresa došlo do smanjenja koncentracije klorofila (Antunović, 2015.; Mlinarić, 2016.; Feng i sur., 2014.; Jagtap i sur., 1998.). Smanjenje koncentracije klorofila u stresnim uvjetima javlja se kao prilagodba biljaka na stresne uvjete budući da se smanjenjem klorofila smanjuje mogućnost daljnjeg oštećenja nastalog stvaranjem ROS-a.

Omjer koncentracija klorofila *a* / *b* je indirektni pokazatelj fotosintetske učinkovitosti koji nam daje informacije o LHC II kompleksu fotosustava II (Racuciu i Creanga, 2007.). Povećanje omjera koncentracija Chl *a* / *b* je povezano s promjenama u akumulaciji LHC II proteinskih kompleksa fotosintetskog aparata koji sadrži niže vrijednosti LHC proteina (LHCP_s). Smanjenje LHCP je mehanizam adaptacije kloroplasta koji omogućuje biljci preživljavanje stresnih uvjeta (Loggini, 1999.). U prijašnjim istraživanjima je utvrđeno da omjer klorofila *a* / *b* iako je podložan dnevnim promjenama te promjene mogu biti izrazito male (Busheva i sur., 1991.), što je i pokazano u ovom istraživanju gdje nije bilo statistički značajne razlike u omjeru klorofila *a* / *b* između mjerenja prijepodne i poslijepodne (Tablica 21.). Statistički značajna razlika u oba mjerenja (prijepodne i poslijepodne) utvrđena je kod pojedinih kultivara, gdje su više vrijednosti ovog omjera zabilježene kod kultivara s višom PI_{ABS} poput Gold Rush i Golden Delicious Klon B, dok su kultivari s nižom PI_{ABS} (Red Chief Camspur, Gala Galaxy) imali i niže vrijednosti omjera Chl *a* / *b* (Slika 26.). Prema Lepeduš i sur. (2009.) smanjeni omjer klorofila *a* / *b* ukazuje na povećanje antena kompleksa fotosustava II čime se povećava apsorpcija fotona svjetlosti, što dovodi do prezasićenja fotosustava II elektronima i modifikacije reakcijskih središta u disipacijska središta. Kod kultivara s nižim omjerom Chl *a* / *b* vrijednosti apsorpcije i disipacije po aktivnom reakcijskom središtu su više što je vidljivo iz Slika 14., 17. i 26.

Karotenoidi osim što imaju ulogu pomoćnih pigmenata imaju i zaštitnu funkciju od prekomjernog sunčevog zračenja (Havaux, 1998.) jer štite fotosintetski aparat protiv ROS-a koji nastaje tijekom stresa. Održavanje više ili iste razine karotenoida tijekom

stresa omogućava biljci toleranciju stresnih uvjeta (Logan, 1996.; Ruban, 1999.). Iz dobivenih rezultata je vidljivo da nije došlo do značajnije razlike u koncentraciji karotenoida između mjerjenja prijepodne i poslijepodne, ali je vidljiva razlika između kultivara gdje se Gala Galaxy izdvaja kao kultivar s najvišim vrijednostima koncentracije karotenoida, a Jonagold Novajo s najmanjim (Slika 27.). Prema Karuppanapandian i sur. (2011.), niže koncentracije karotenoida upućuju na neučinkovitost disipacije suviška ekscitacijske energije u obliku topline kao i na stvaranje 1O_2 te drugih oblika ROS-a uslijed smanjenog gašenja tripletnog klorofila. U ovom istraživanju kultivar Jonagold Novajo je također pokazao nižu disipaciju suviška ekscitacijske energije, za razliku od kultivara Gala Galaxy koji je s višom koncentracijom karotenoida pokazao i višu disipaciju ekscitacijske energije (Slika 17. i 27.E i F).

Uslijed djelovanja okolišnog stresa u biljnim tkivima se akumuliraju ROS pri čemu dolazi do pojačanog rasta peroksidacije lipida i oštećenja staničnih membrana (Foyer, 1994.; Farrant, 2009.). Malondialdehid (MDA) je glavni produkt lipidne peroksidacije koji je uglavnom induciran od strane ROS-a te je odgovoran za oštećenje stanične membrane i stoga se upotrebljava kao marker za stres.

Povišenjem temperature i suviška svjetlosti u poslijepodnevnim satima u svim mjerjenjima nije došlo do promjena u razini lipidne peroksidacije i nije zabilježena značajna razlika (Tablica 23.A i B) što upućuje na to da kultivari posjeduju učinkovit antioksidativni sustav. Pri povišenim temperaturama u srpnju i kolovozu 2015. godine, u mjerjenju prijepodne, kultivar Jonagold Novajo je imao najviši PI_{ABS} i najniže vrijednosti koncentracije produkata peroksidacije lipida TBARS, dok su kod kultivara s najnižim PI_{ABS} (Red Chief Camspur) zabilježene više vrijednosti koncentracije produkata peroksidacije lipida (TBARS), što je prikazano na Slikama 21.E i F te 28 E i F. Kod kultivara s intermedijarnim vrijednostima PI_{ABS} nema pravilnosti što se tiče porasta vrijednosti TBARS-a, i nema značajne razlike za interakciju kultivar x vrijeme mjerjenja kako je navedeno u Tablici 23.B.

U istraživanju je primjećena oscilacija parametara OJIP testa kroz mjesece u kojima je vršeno mjerenje a koje su posljedica utjecaja okoline u kojoj se kultivari nalaze, budući da je istraživanje provedeno u prirodnim uvjetima.

Jedan od ciljeva oplemenjivača biljaka je razviti genotip s visokim rodnim potencijalom i sposobnošću održavanja priroda u nepovoljnim okolinskim prilikama u kojima se nalaze. Jabuka kao i sve voćne vrste u tekućoj vegetacijskoj godini formira cvjetne pupove, koji će dati rod u slijedećoj godini što znači da diferencijacija cvjetnih pupova počinje 8-10 mjeseci prije cvatnje. Formiranje cvjetnih pupova predstavlja osnovu proizvodnje jabuke a obuhvaća niz složenih procesa od stvaranje polenovih zrnaca i embrionske vrećice, muških i ženskih spolnih gameta, cvatnju, oprašivanje, oplodnju, zametanje, ast i dozrijevanje plodova. Količina ugljikohidrata asimilirana tijekom prethodne godine koristi se za razvoj cvjetnih pupova te kao rezerva u

stablina. U proljeće su te rezerve potrebne za rast plodova koji utječe na prirod stabla, stoga je značajan utjecaj fotosinteze prethodne godine na broj plodova odnosno prirod jabuke u slijedećoj godini u slijedećoj godini (Mišić, 1994.).

Iz dobivenih rezultata o prirodu jabuka iz 2015. godine vidljivo je da su kultivari s višom fotosintetskom učinkovitošću kao Gold Rush i Golden Delicious Klon B postigli bolji prirod po stablu u odnosu na kultivare sa nižom fotosintetskom učinkovitošću i nižim prirodom poput Red Chief Camspur i Gala Galaxy (Tablica 24.). Međutim, teško je ustanoviti direktnu vezu između priroda i fotosinteze jer na prirod i formiranje cvjetnih pupova utječu mnoge druge komponente poput kultivara, podloge, agrotehničke mjere poput orezivanja, prorjeđivanje plodova i cvjetova, prihrana, defolijacija te prskanje protiv bolesti i štetnika.

U skladu s tim se može zaključiti da je fotosinteza jedan od čimbenika priroda ali ne i najvažniji čimbenik priroda.

5. Zaključak

Na temelju istraživanja utjecaja povišene temperature i suviška svjetlosti na funkcioniranje fotosintetskog aparata u listovima jabuke može se zaključiti slijedeće:

1. Istraživani kultivari su pokazali različitu toleranciju na povišenu temperaturu i suvišak svjetlosti u generativnoj fazi razvoja;
2. Tijekom istraživanja, listovi svih kultivara imali su funkcionalan fotosintetski aparat osim u srpnju 2015. godine kad je, zbog utjecaja povišene temperature i suviška svjetlosti, utvrđeno značajno smanjenje parametra indeksa fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS});
3. Za razliku od parametra PI_{ABS} , značajno smanjenje maksimalnog prinosa kvanta ($F_v/F_m < 0.75$) u uvjetima povišene temperature i suviška svjetlosti utvrđeno je samo za kultivare Red Chief Camspur i Gala Galaxy, iz čega proizlazi da je PI_{ABS} pogodniji parametar za istraživanje fotosintetske reakcije kultivara jabuke na stres ovog tipa;
4. Niže vrijednosti omjera koncentracija klorofila *a* i klorofila *b* ($Chl\ a / b$) kod kultivara Red Chief Camspur i Gala Galaxy u odnosu na ostale kultivare ukazuju na povećanje antena kompleksa fotosustava II (povišene vrijednosti parametra ABS/RC) što se reflektiralo snižavanjem fotosintetske učinkovitosti ovih kultivara. Parametar $Chl\ a / b$ može se koristiti kao jedan od indikatora tolerancije na stres uzrokovan povišenom temperaturom i suviškom svjetlosti;
5. Slabija učinkovitost antenskih kompleksa PS II u kultivarima Red Chief Camspur i Gala Galaxy dovodi do izraženog porasta vrijednosti toplinske disipacije suviška apsorbirane svjetlosti po aktivnom reakcijskom središtu (DI_0/RC) te sniženja vrijednosti omjera protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_0/DI_0) što značajno doprinosi smanjenju njihove fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) u odnosu na ostale ispitivane kultivare. Ovakva (zaštitna) fiziološka reakcija kultivara Red Chief Camspur i Gala Galaxy bila je moguća zbog toga što su sadržavali značajno više karotenoida u odnosu na ostale kultivare;

6. Budući da su vrijednosti transporta elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0/(TR_0-ET_0)$) bile ujednačene kod svih kultivara tijekom jutarnjih mjerenja te da su kultivari s najnižim vrijednostima PI_{ABS} pokazali najviše vrijednosti elektronskog transporta u uvjetima povišene temperature i suviška svjetlosti, može se zaključiti da ovaj parametar nije značajno utjecao na sniženje fotosintetske učinkovitosti u uvjetima stresa kod kultivara Red Chief Camspur i Gala Galaxy;
7. Pod utjecajem visoke temperature i suviška svjetlosti (srpanj, 2015.) kultivar Jonagold Novajo kao kultivar s najvišom vrijednosti PI_{ABS} imao je najniže vrijednosti produkata lipidne peroksidacije (TBARS). Za ostale kultivare nije utvrđena povezanost između ovih parametara zbog čega se ne može potvrditi treća postavljena hipoteza;
8. Iz svih mjerenih OJIP parametara tijekom istraživanja, može se zaključiti da je kultivar Gold Rush pokazao najbolji odgovor na istraživane uvjete povišene temperature i svjetlosti. Kultivari Golden Delicious Klon B i Jonagold Novajo mogu se smatrati tolerantnim, dok kultivari Red Chief Camspur i Gala Galaxy slabije tolerantnim kultivarima.

Iz svega navedenog može se zaključiti da su istraživani kultivari jabuke koji su rasli u jednakim vanjskim (okolišnim) uvjetima aktivirali različite fotokemijske mehanizme tolerancije stresa uzrokovanog povišenom temperaturom i suviškom svjetlosti. Regulacijski mehanizmi prilagodbe učinkovitosti procesa fotosinteze u ovakvim uvjetima primarno su temeljeni na promjenama u organizaciji i funkciji antenskog sustava u smislu regulacije apsorpcije i hvatanja fotona te disipacije suviška apsorbirane svjetlosti, dok se manje odnose na proces transporta elektrona dalje od primarnog akceptora (Q_A). Rezultati ovog istraživanja mogu se iskoristiti u programu oplemenjivanja jabuke za bolju toleranciju na abiotski stres uzrokovan povišenom temperaturom i suviškom svjetlosti.

6. Literatura

- Adams III WW, Muller O, Cohu CM, Demming-Adams B (2013) May photoinhibition be a consequence, rather than a cause of limited plant productivity. *Photosynth Res* 117: 31-44
- Adamson HY, Chow WS, Anderson JM, Vesik M, Sutherland MW (1991) Photosynthetic acclimation of *Tradescantia albiflora* to growth irradiance: morphological, ultrastructural and growth responses. *Physiol Plant* 82: 353-359
- Alberts B, Johnson A, Lewis J, Raff M, Roberts K, Walter P (2002) *Molecular Biology of Cell*. Garland Publishing, Inc., New York, 793-807
- Al-Khatib K, Paulsen GM (1999) High-temperature effects on photosynthetic processes in temperate and tropical cereals. *Crop Sci* 39: 119–125
- Allakhverdiev SI, Kreslavski VD, Klimov VV, Los DA, Carpentier R, Mohanty P (2008) Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynth Res* 98: 541–550
- Allen JF (2002) Photosynthesis of ATP- Electrons, Proton Pumps, Rotors, and Poise. *Cell* 110: 273–276
- Amunts A, Nelson N (2007) Functional organization of a plant Photosystem I: Evolution of a highly efficient photochemical machine. *Plant Physiol* 46: 3: 228–237
- Amunts A, Nelson N (2008). Functional organization of a plant photosystem I: evolution of a highly efficient photochemical machine. *Plant Physiol Biochem* 46: 228–237
- An H, Shangguan ZP (2009) Effects of light intensity and nitrogen application on the growth and photosynthetic characteristics of *Trifolium repens* L. *Shengtai Xuebao. Acta Ecol Sin* 29: 6017-6024
- Anderson JM (1986) Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. *Annu Rev Plant Phys* 37: 93-136
- Andersson B, Aro EM (2001) Photodamage and D1 protein turnover in photosystem II. In: *Regulation of photosynthesis*. Eds. Aro, EM i Andersson, B. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands
- Antunović Dunić, 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 Agr Sci* 7, 6: 69-83

- Aro EM, Virgin I, Andersson B (1993) Photoinhibition of photosystem II: inactivation, protein damage and turnover. *Biochim Biophys Acta* 1143: 113–134
- Arora A, Sairam RK, Srivastava GC (2002) Oxidative stress and antioxidative system in plants. *Curr Sci India* 82: 1227-1238
- Asada K (1999) The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of Active Oxygens and Dissipation of Excess Photons. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50: 601–39
- Baker NR, Rosenqvist E (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *J Exp Bot* 55: 1607-1621
- Baniulis D, Zhang H, Zakharova T, Hasan SS, Cramer WA (2011) Purification and crystallization of the cyanobacterial cytochrome *b₆f* complex. *Methods Mol Biol* 684: 65-77
- Barber J, Kühlbrandt W (1999) Photosystem II. *Curr Opin Struct Biol* 9: 469–475
- Barber J, Morris E, Büchel C (2000) Revealing the structure of the photosystem II chlorophyll binding proteins, CP43 and CP47. *Biochim Biophys Acta* 1459: 239-247
- Barber J, Nield J, Morris EP, Zheleva D, Hankamer B (1997) The structure, function and dynamics of photosystem two. *Physiol Plant* 100: 817-827
- Barros T, Kühlbrandt W (2009) Crystallisation, structure and function of plant light-harvesting complex II. *Biochim Biophys Acta* 1787: 753–772
- Bassi R i Caffarri S (2000) Lhc proteins and the regulation of photosynthetic light harvesting function by xanthophylls. *Photosynth Res* 64: 243-256
- Basu PS, Sharma A, Sukumaran N (1998) Changes in net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress. *Photosynthetica* 35: 13–19
- Bengis C, Nelson N (1977) Subunit structure of chloroplast photosystem I reaction center. *J Biol Chem* 252: 4564–4569
- Ben-Shem A, Frolow F, Nelson N (2003) Crystal structure of plant photosystem I. *Nature* 426: 630-635
- Berg JM, Tymoczko JL, Stryer L (2013) *Biokemija*. Školska knjiga, Zagreb
- Björkman O, Demmig B (1987) Photon yield of o₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 k among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489–504
- Boyer J, Hai Liu R (2004) Apple phytochemicals and their health benefits. *Nutr J* 3: 5

- Boyer JS (1982) Plant productivity and Environment. *Science* 218: 443-448
- Briantais JM, Dacosta J, Goulas Y, Ducruet JM, Moya I (1996) Heat stress induced in leaves an increase of the minimum level of chlorophyll fluorescence, F_o : a time-resolved analysis. *Photosynth Res* 48: 189-196
- Busheva M, Garab G, Liker E, Toth Z, Szell M, Nagy F (1991). Diurnal fluctuations in the content and functional properties of the light-harvesting chlorophyll a/b complex in thylakoid membranes. Correlation with the diurnal rhythm of the mRNA level. *Plant Physiol* 95: 997-1003
- Camejo D, Torres W (2001). High temperature effect of tomato (*Lycopersicon esculentum*) pigment and protein content and cellular viability. *Cultivos Tropicales* 22(3): 13-17
- Chen LS, Cheng L (2009) Photosystem 2 is more tolerant to high temperature in apple (*Malus domestica* Borkh.) leaves than in fruit peel. *Photosynthetica* 47: 112-120
- Christen D, Schönmann S, Jermini M, Strasser RJ, Dèfago G (2007) Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. *Environ Exp Bot* 60: 504–514
- Clark RD, Hind G (1983) Isolation of a five-polypeptide cytochrome b-f complex from spinach chloroplasts. *J Biol Chem* 258: 10348-10354
- Clark AJ, Landolt W, Bucher JB, Strasser RJ (2000). Beech (*Fagus sylvatica*) response to ozone exposure assessed with a chlorophyll a fluorescence performance index. *Environ Pollut* 109: 501-507
- Cleland RE, Bendall DS (1992) Photosystem I cyclic electron transport: Measurement of ferredoxin-plastoquinone reductase activity. *Photosynth Res* 34: 409-418
- Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME (2002) Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress. *Plant Physiol* 129(4): 1773-1780
- Cramer WA, Soriano GM, Ponomarev M, Huang D, Zhang H, Martinez SE, Smith JL (1996) Some new structural aspects and old controversies concerning the cytochrome b_6f complex of oxygenic photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47: 477-508
- De Carvalho Gonçalves JF, De Sousa Barreto DC, Dos Santos Jr. UM, Fernandes AV, Barbosa Sampaio PDT, Buckeridge MS (2005) Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora Ducke*) under different light intensities. *Braz J Plant Physiol* 17: 325-334

- Dekker, JP i Boekema, EJ (2005) Supramolecular organization of thylakoid membrane proteins in green plants. *BBA1706*: 12-39
- Dekov I, Tsonev T, Yordanov I (2000) Effects of water stress and high temperature stress on the structure and activity of photosynthetic apparatus of *Zea mays* and *Helianthus annuus*. *Photosynthetica* 3
- Demetriou G, Neonaki C, Navakoudis E, Kotzabasis K (2007) Salt stress impact on the molecular structure and function of the photosynthetic apparatus—the protective role of polyamines. *Biochim Biophys Acta* 1767(4): 272-280
- Demmig-Adams B, Adams III WW (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosyntheses. *Trends Plant Sci* 1: 21-26
- Demmig-Adams B, Adams WWI (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 43: 599-626
- Denffer D, Ziegler H (1982) *Morfologija i fiziologija*. Školska knjiga, Zagreb
- Di Valentin M, Biasibetti F, Ceola S, Carbonera D (2009) Identification of the sites of chlorophyll triplet quenching in relation to the structure of LHC-II from higher plants. Evidence from EPR spectroscopy. *J Phys Chem B* 113: 13071-13078
- Dong-feng L, Dong Z, Guo-qin L, Sayed H, Yuan-wen T (2013) Influence of heat stress on leaf ultrastructure, photosynthetic performance, and ascorbate peroxidase gene expression of two pear cultivars (*Pyrus pyrifolia*). *J Zhejiang Univ Sci B* 14(12): 1070–1083
- Duan Y, Zhang M, Gao J, Li P, Goltsev V, Ma F (2015) Thermotolerance of apple tree leaves probed by chlorophyll a fluorescence and modulated 820nm reflection during seasonal shift. *J Photoch Photobio B* 152: 347
- Dubois MF, Hovanessianz AG, Bensaude O (1991) Heat-Shock-induced Denaturation of Proteins. *J Biol Chem* 25; 266(15): 9707-11
- Dubravec KD, Regula I (1995) *Fiziologija bilja*. Školska knjiga, Zagreb,
- Duque AS, de Almeida AM, da Silva AB, da Silva JM, Farinha AP, Santos D, Fevereiro P, de Sousa Araújo S (2013) Abiotic stress responses in plants: unraveling the complexity of genes and networks to survive. *Abiotic stress-Plant Responses and Applications in Agriculture*. Vahdati K, Leslie C (eds) INTECH
- Dutta S, Mohanty S, Tripathy B (2009) Role of temperature stress on chloroplast biogenesis and protein import in Pea. *Plant Physiol* 150(2): 1050–1061
- Efeoglu B, Terzioglu S (2009) Photosynthetic responses of two wheat varieties to high temperature. *EurAsia J Bio Sci* 3: 97-106

- Farrant JM, Bailly C, Leymarie J, Hamman B, Co[^]me D, Corbineau F (2004) Wheat seedlings as a model to understand desiccation tolerance and sensitivity. *Physiol Plant* 120: 563–574
- Feng B, Liu P, Li G, Dong ST, Wang FH, Kong LA, Zhang W (2014) Effect of heat stress on the photosynthetic characteristics in flag leaf leaves at the grain-filling stage of different heat-resistant winter wheat varieties. *J Agron Crop Sci* 200: 134-155
- Ferreira KN, Iverson TM, Maghlaoui K, Barber J, Iwata S (2004) Architecture of the photosynthetic oxygen-evolving center. *Science* 303: 1831-1838.
- Flexas J, Bota J, Escalona J.M, Sampol B, Medrano H (2002) Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Funct Plant Biol* 29: 461–471
- Foyer CH, Lelandais M, Kunert KJ (1994) Photooxidative stress in plants. *Physiol Plant* 92: 696–717
- Force L, Critchley C, van Rensen JJ (2003) New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. *Photosynth Res* 78(1): 17-33
- Gaspar T, Franck T, Bisbis B, Kevers C, Jouve L, Hausman JF, Dommes J (2002) Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regul* 37: 263–285
- Gonçaves JFC, Santos Jr. UM, Nina Jr. AR, Chevreuril LR (2007) Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings grown under two irradiance environments. *Braz J Plant Phys* 19(3): 171-184
- Gruszecki WI, Gospodarek M, laskowskaA i Spiewla E (2006) Adaptation of the photosynthetic apparatus of *Nitellopsis obtusa* to changing light intensity at the molecular level: different pathways of a singlet excitation quenching. *Acta Phys. Plant* 28: 127-136
- Havaux M (1993) Rapid photosynthetic adaptation to heat stress triggered in potato leaves by moderately elevated temperatures. *Plant Cell Environ* 16: 461–467
- Havaux M (1998) Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. *Trends Plant Sci* 3: 147-151
- He J, Chee CW, Goh CJ (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
- Hillier W, Babcook GT (2001) Photosynthetic reaction centers. *Plant Physiol* 125: 33-37

Holá D, Benešová M, Honnerová J, Hnilička F, Rothová O, Kočová M, Hniličková H (2010) The evaluation of photosynthetic parameters in maize inbred lines subjected to water deficiency: Can these parameters be used for the prediction of performance of hybrid progeny? *Photosynthetica* 48:(4): 545-558

Howarth CJ, Ashraf M, Harris PJC (2005) Genetic improvements of tolerance to high temperature. In: Ashraf M, Harris PJC (Eds.), *Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches*. Haworth Press Inc., New York, USA

Hozain MD, Salvucci ME, Fokar M, Holaday SA (2009) The differential response of photosynthesis to high temperature for a boreal and temperate *Populus* species relates to differences in Rubisco activation and Rubisco activase properties. *Tree Physiol* 30: 32–44

Jagtap V, Bhargava S (1995) Variation in the antioxidant metabolism of drought tolerant and drought susceptible varieties of *Sorghum bicolor* L. *Moench* exposed to high light, low water and high temperature stress. *J Plant Phys* 145: 195-197.

Janka E (2014) On the understanding of climate tolerance and early plant stress detection in greenhouse cultivation. Doktorska disertacija, Aarhus University, Aarslev, Njemačka

Jensen PE, Bassi R, Boekema EJ, Dekker JP, Jansson S, Leister D, Robinson C i Scheller HV (2007) Structure, function and regulation of plant photosystem I. *Biochim Biophys Acta* 1767: 335-352

Jiang CD, Gao HY, Zou Q, Jiang GM, Li LH (2006) Leaf orientation, photorespiration and xanthophyll cycle protect young soybean leaves against high irradiance in field. *Environ Exp Bot* 55: 87-96

Kanervo E, Suorsa M, Aro EM (2005) Functional flexibility and acclimation of the thylakoid membrane. *Photochem Photobiol Sci* 4: 1072-1080

Karim MA, Fracheboud Y, Stamp P (1997) Heat tolerance of maize with reference of some physiological characteristics. *Ann Bangladesh Agr* 7: 27-33

Karuppanapandian T, Moon J-C, Kim C, Manohran K, Kim W (2011) Reactive oxygen species in plants: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. *Aust J Crop Sci* 5(6): 709-725

Keserović K, Magazin N, Injac M, Totis F, Milić B, Dorić M, Petrović J (2013) Integralna proizvodnja jabuke, Poljoprivredni fakultet Novi Sad, Novi Sad

Khush GS (1999) Green revolution: preparing for the 21st century. *Genome* 42: 646-655

- Kim K, Portis AR (2005) Temperature dependence of photosynthesis in Arabidopsis plants with modifications in Rubisco activase and membrane fluidity. *Plant Cell Physiol* 46: 522–530
- Kim YC, Leveau J, Gardener BBM, Pierson EA, Pierson LS, i Ryu C. M (2011) The multifactorial basis for plant health promotion by plant-associated bacteria. *Appl Environ Microbi* 77 (5): 1548–1555
- Kouřil R, Lazár D, Ilík P, Skotnica J, Krchňák P, Nauš J (2004) High-temperature induced chlorophyll fluorescence rise in plants at 40–50 °C: Experimental and theoretical approach. *Photosynth Res* 81: 49–66
- Kramer DM, Avenson TJ, Kanazawa A, Cruz JA, Ivanov B, Edwards GE (2004) The relationship between photosynthetic electron transfer and its regulation. In: Chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis. Eds. Papageorgiou GC, Govindjee R. Springer, Dordrecht, The Netherlands
- Krause GH, Weis E (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 42: 313-349
- Krieger-Liszkay A (2005) Singlet oxygen production in photosynthesis. *J Exp Bot* 56 (411): 337-346
- Krieger-Liszkay A, Trebst A (2006) Tocopherol is the scavenger of singlet oxygen produced by the triplet state of chlorophyll in the PSII reaction centre. *J Exp Bot* 57: 1677–1684
- Krishnan P, Ramakrishnan B, Raja Reddy K, Reddy VR (2011) High-temperature effects on rice growth, yield and grain quality. *Adv Agron* 111: 87–206
- Law RD, Crafts-Brandner SJ (1999) Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Physiol* 120(1): 173-182
- Lawlor DW, Delgado E, Habash DZ, Driscoll SP, Mitchell VJ, Mitchell RAC Parry M.A.J (1995) Photosynthetic acclimation of winter wheat to elevated CO₂ and temperature. In: Mathis, P. (ed.). *Photosynthesis: from light to biosphere*, Vol. 5, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands
- Lazár D (1999) Chlorophyll a fluorescence induction. *Biochim Biophys Act* 1412(1): 1- 28
- Lazár D (2006) The polyphasic chlorophyll a fluorescence rise measured under high intensity of exciting light. *Funct Plant Biol* 33: 9-33

- Lazár D, Ilik P (1997) High-temperature induced chlorophyll fluorescence changes in barley leaves. Comparison of critical temperatures determined from fluorescence induction and from fluorescence temperature curve. *Plant Sci* 124: 159–164
- Leong TY, Anderson JM (1983) Changes in the composition and function of thylakoid membranes as a result of photosynthetic adaptation of chloroplasts from pea plants grown under different light conditions. *Biochim Biophys Acta* 723: 391-399
- Lepeduš H, Tomašić A, Jurić S, Katanić Z, Cesar V, Fulgosi H (2009) Photochemistry of PSII in CYP38 *Arabidopsis thaliana* deletion mutant. *Food Technol and Biotechnol* 47(3): 275-280
- Lepeduš H, Brkić I, Cesar V, Jurković V, Antunović J, Jambrović A, Brkić J, Šimić D (2012) Chlorophyll fluorescence analysis of photosynthetic performance in seven maize inbred lines under water-limited conditions. *Period Biol* 114: 73-76
- Lichtenthaler HK (1987) Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Meth Enzymol* 148: 350-382
- Lichtenthaler HK (1996) Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *J Plant Physiol* 148: 4–14
- Liu D, Zhang D, Liu G, Hussain S, Teng Y (2013) Influence of heat stress on leaf ultrastructure, photosynthetic performance, and ascorbate peroxidase gene expression of two pear cultivars (*Pyrus pyrifolia*). *J Zhejiang Univ Sci B* 14(12): 1070–1083
- Lodish H, Berk A, Matsudaira P, Kaiser CA, Krieger M, Scott MP, Zipursky L, Darnell J (2003) *Molecular Cell Biology*. New York, USA
- Logan BA (1996) Acclimation of leaf carotenoid composition and ascorbate levels to gradients in the light environment within an Australian rainforest. *Plant Cell Environ* 19: 1083-1090
- 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
- Lu MC, Zhang HJ (2000) Heat induced multiple effects on PSII in wheat plants. *J Plant Phys* 156: 259-265
- Lu C, Zhang J (1998) Modifications in photosystem II photochemistry in senescent leaves of maize plants. *J Exp Bot* 49: 1671-1679
- Lu CM, Vonshak A (1999) Photoinhibition in outdoor *Spirulina platensis* cultures assessed by polyphasic chlorophyll fluorescence transients. *J Appl Phycol* 11: 355-359

- Mahajan S, Tuteja N (2005) Cold, salinity and drought stresses: An overview. Arch Biochem Biophys 444: 139–158
- Markus N (2014) Molecular mechanisms and interactions in regulation of photosynthetic reactions. Doctoral thesis, University of Turku, Finland, 2014.
- Martín CA, Stutz JC, Kimball BA, Idso SB, Akey DH (1995) Growth and topological changes of Citrus limon (L) Burm. f. “Eureka” in response to high temperatures and elevated atmospheric carbon dioxide. J Am Soc Hort Sci 120(6): 1025-1031
- Martinazzo EG, Ramm A, Bacarin MA (2012) The chlorophyll a fluorescence as an indicator of the temperature stress in the leaves of *Prunus persica*. Braz. J. Plant Physiol 24: 237-246
- Mathur S, Jajoo A, Mehta P, Bharti S (2011) Analysis of elevated temperature-induced inhibition of photosystem II using chlorophyll a fluorescence induction kinetics in wheat leaves (*Triticum aestivum*). Plant Biol 13(1): 1-6
- Mathur S, Mehta P, Anjana J (2013) Effects of dual stress (high salt and high temperature) on the photochemical efficiency of wheat leaves (*Triticum aestivum*) Physiol Mol Biol Plants 19(2): 179–188
- Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence-a practical guide. J Exp Bot 51: 345: 659–668
- Mielke MS, Schaffer B (2010) Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. Environ Exp Bot 68: 113-121
- Mihalić V, Bašić F(1997) Temelji bilinogojstva. Školska knjiga, Zagreb
- Misra AN, Srivastava A, Strasser RJ (2001) Utilization of fast chlorophylla fluorescence technique in assessing the salt/ion sensitivity of mung bean and Brassica seedlings. J Plant Physiol 158: 1173–1181
- Mišić P (1994) Jabuka. Nolit, Beograd
- Mittler R (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends Plant Sci 7(9): 405-410
- Mittler R (2006) Abiotic stress, the field environment and stress combination. Trends Plant Sci 11(1): 15-19
- Mittler R, Blumwald E (2010) Genetic engineering for modern agriculture: Challenges and perspectives. Ann Rev Plant Biol 61: 443–462
- Mlinarić S, Antunović Dunić J, Štolfa I, Cesar V, Lepeduš Hrvoje (2016) High irradiation and increased temperature induce different strategies for competent photosynthesis in young and mature fig leaves. S Afr J Bot 103: 25-31

- Moffat AS (2002) Finding new ways to protect drought-stricken plants. *Science* 296: 1226-1229
- Murakami Y, Tsuyama M, Kobayashi Y, Kodama H, Iba K (2000) Trienoic fatty acids and plant tolerance of high temperature. *Science* 287: 476-479
- Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, Allakhverdiev S (2007) Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochim Biophys Acta* 1767: 414–421
- Nelson CJ (1988) Genetic associations between photosynthetic characteristics and yield: review of the evidence *Plant Phys and Biochem* 26(4): 543–554
- Nishiyama Y, Yamamoto H, Allakhverdiev SI, Inaba M, Yokota A, Murata N (2001) Oxidative stress inhibits the repair of photodamage to the photosynthetic machinery. *EMBO J* 20: 5587-5594
- Niyogi KK (1999) Photoprotection revisited: Genetic and molecular approaches. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50: 333-359
- Niyogi KK (2000) Safety valves for photosynthesis. *Curr Opin Plant Biol* 3: 455-460
- Noctor G, Gomez LA, Vanacker H, Foyer CH (2002) Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signaling. *J Exp Bot* 53: 1283-1304
- O'Rourke D, Janck J, Sansavini S (2003) World apple cultivar dynamics. *Chron Horticult* 43 (3): 10–13
- Ohad I, Kyle DJ, Arntzen CJ (1984) Membrane-protein damage and repair –removal and replacement of inactivated 32- kilodalton polypeptides in chloroplast membranes. *J Cell Biol* 99: 481-485
- Ohnishi N, Allakhverdiev S, Takahashi S, Higashi S, Watanabe M, Nishiyama Y, Murata N (2005) Two-step mechanism of photodamage to photosystem II: step 1 occurs at the oxygen-evolving complex and step 2 occurs at the photochemical reaction center. *Biochemistry* 44: 8494–8499
- Olšovská K, Brestič M (2001) Function of hydraulic and chemical water stress signalization in evaluation of drought resistance of juvenile plants. *JCEA* 2(3-4): 157–164
- Öquist G, Huner NPA (1991) Effects of cold-acclimation on the susceptibility of photosynthesis to photoinhibition in scots pine and in winter and spring cereals – A fluorescence analysis. *Funct Ecol* 5: 91- 100
- Osmond CB, Grace SC (1995) Perspective on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? *J Expl Bot* 46: 1351–1362

- Oster G, Wang H (1999) ATP synthase: two motors, two fuels. *Structure* 7(4): R67-R72
- Panda D (2011) Diurnal variations in gas exchange and chlorophyll fluorescence in rice leaves: the cause for midday depression in CO₂ photosynthetic rate. *J Stress Physiol Biochem* 7(4): 175-186
- Papageorgiou GC (2004) Fluorescence of photosynthetic pigments in vitro and in vivo. Papageorgiou GC, Govindjee. (ur) Chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis. Springer, Dordrecht, The Netherlands: 43-63
- Peng CI, Ou ZY, Liu N, Lin GZ (2005) Response to high temperature in flag leaves of super-high yielding rice Pei'ai 64S/E32 and Liangyoupeijiu. *Rice Sci* 12: 179-186
- Percival GC (2005) The use of chlorophyll fluorescence to identify chemical and environmental stress in leaf tissue of three oak (*Quercus*) species. *J Arboric* 31: 215–227
- Pevalek-Kozlina B (2003) Fiziologija bilja. Profil, Zagreb
- Poetsch A, Berzborn RJ, Heberle J, Link TA, Dencher NA, Seelert H (2007) Biophysics and bioinformatics reveal structural differences of the two peripheral stalk subunits in chloroplast ATP synthase. *J Biochem* 141: 411-420
- Pospíšil P (2009) Production of reactive oxygen species by photosystem II. *Biochim Biophys Acta* 1857: 321-482
- Pospíšil P (2012) Molecular mechanisms of production and scavenging of reactive oxygen species by photosystem II. *Biochim Biophys Acta* 1817: 218–231
- Powles SB (1984) Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann Rev Plant Physiol* 35: 15-44
- Racskó J, Szabo Z, Nyeki Y (2005) Importance of the supraoptimal radiance supply and sunburn effects on apple fruit quality. *Acta Biol* 49: 111-114
- Răcuciu M, Creanga DE (2007) Influence of water-based ferrofluid upon chlorophylls in cereals. *J Magn Magn Mater* 311: 291-294
- Rastogi RP, Kumar RA, Tyagi MB, Sinha RP (2010) Molecular mechanisms of ultraviolet radiation-induced DNA damage and repair. *J Nucleic Acids* 592980: 32
- Richter ML, Samra HS, He F, Giessel AJ, Kuczera KK (2005) Coupling proton movement to ATP synthesis in the chloroplast ATP synthase. *J Bioenerg Biomembr* 37: 467-473

Rosenzweig C, Iglesias A, Yang XB, Epstein PR, Chivian E (2001) Climate change and extreme weather events. Implications for food production, plant diseases and pests. *Global Change and Human Health* 2(2): 90-104

Ruban AV, Horton P (1999) The xanthophylls cycle modulates the kinetics of nonphotochemical energy dissipation in isolated light-harvesting complex intact chloroplast and leaves of spinach. *Plant Physiol* 119: 531-542

Rüdiger W (2002) Biosynthesis of chlorophyll b and the chlorophyll cycle. *Photosynth Res* 74: 187-193

Sage RF, Kubien DS (2007) The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. *Plant Cell Environ* 30(9): 1086-1106

Salvucci ME (2007) Association of Rubisco activase with chaperonin-60b: a possible mechanism for protecting photosynthesis during heat stress. *J Exp Bot* 59(7): 1923-1933

Salvucci ME, Crafts-Brandner SJ (2004) Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. *Physiol Plant* 120: 179-186

Salvucci ME, Osteryoung KW, Crafts-Brandner SJ, Vierling E (2001) Exceptional sensitivity of Rubisco activase to thermal denaturation in vitro and in vivo. *Plant Physiol* 127: 1053-1064

Sanchez JF, Quiles MJ (2006) Studying photosynthesis by measuring fluorescence. *J Biol Educ* 41: 34-37

Sarić M (1977) *Fiziologija biljaka*. Novi Sad, Srbija: Grafičko poduzeće "1 maj" Novi Bečej

Schrader LE, Zhang J, Sun J (2003) Environmental stress that cause sunburn of apple. *Acta Hort* 618: 397-405

Schrader LE, Kahn C, Elfving DC (2009) Sunburn browning decreases at-harvest internal fruit quality of apples (*Malus domestica* Borkh.). *Intl Fruit Sci* 9: 425-437

Seely GR (1978) The energetics of electron-transfer reaction of chlorophyll and other compounds. *Photochem Photobiol* 27: 639-654

Shao HB, Chu LY, Jaleel CA, Zha CX (2008) Water-deficit stress - Induced anatomical changes in higher plants. *C R Biol* 331: 215-225

Sharma P, Bhushan A, Rama J, Dubey S, Pessarakli M (2012) Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *J Bot* 217037, 26

Statistički ljetopis Hrvatske (2014) Državni zavod za statistiku

Stirbet AD, Strasser RJ (1996) Numerical simulation of the in vivo fluorescence in plants. *Math Comput Simulat* 42: 245-253

Srivastava A, Guissé B, Greppin H, Strasser RJ (1997) Regulation of antenna structure and electron transport in photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. *Biochim Biophys Acta Bioenerg* 1320: 95-106

Strasser BJ i Strasser RJ (1995) Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP- Test. In: Mathis P (ed.), *Photosynthesis: from light to biosphere*, Kluwer academic publishers, The Netherlands

Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Srivastava A (2004) Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou GC, Govindjee (ed). *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. *Advances in Photosynthesis and Respiration Series*. 321-362

Strauss AJ, Kruger GHJ, Strasser RJ, Van Heerden PDR (2006) Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll a fluorescence transient O-J-I-P. *Environ Exp Bot* 56: 147-157

Strayer L (1991) *Biokemija*. Školska knjiga, Zagreb

Szabó I, Bergantino E, Giacometti GM (2005) Light and oxygenic photosynthesis: Energy dissipation as a protection mechanism against photo-oxidation. *EMBO Reports* 6: 629-634

Šimić D, Lepeduš H, Jurković V, Antunović J, Cesar V (2014) Quantitative genetic analysis of chlorophyll a fluorescence parameters in maize in the field environments. *J Integr Plant Biol* 56(7): 695-708

Takahashi S, Murata N (2008) How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends Plant Sci* 13: 178-182

Tanou G, Job C, Rajjou L, Arc E, Belghazi M, Diamantidis G, Job D (2009) Proteomics reveals the overlapping roles of hydrogen peroxide and nitric oxide in the acclimation of citrus plants to salinity. *Plant J* 60: 795-804

Toth SZ (2006) Analysis and application of the fast Chl a fluorescence (OJIP) transient complemented with simultaneous 820 nm transmission measurements. Doctoral thesis, University of Geneva, Switzerland, 2006.

Tyystjärvi E (2008) Photoinhibition of photosystem II and photodamage of the oxygen evolving manganese cluster. *Coord Chem Rev* 252: 361–376

- Umena Y, Kawakami K, Shen JR, Kamiya N (2011) Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature* 473: 55-60
- Vass I, Styring S, Hundal T, Koivuniemi A, Aro E, Andersson B (1992) Reversible and irreversible intermediates during photoinhibition of photosystem II: stable reduced QA species promote chlorophyll triplet formation. *Proc Natl Acad Sci USA* 89: 1408-1412
- Verma S, Dubey RS (2003) Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants. *Plant Sci* 164(4): 645-655
- Viljevac M, Dugalic K, Mihaljevic I, Šimić D, Sudar R, Jurković Z, Lepeduš H (2013) Chlorophylls content and photosynthetic efficiency in two sour cherry (*Prunus cerasus* L.) genotypes under drought stress. *Acta Bot Croat* 72(2): 221–235
- Vitale L (2014) Photoinhibition and photoprotection under environmental stresses. *ABS Journal* 1(1): 1-2
- Vojta L, Carić D, Cesar V, Antunović Dunić J, Lepeduš H, Kveder M, Fulgosi H (2015) TROL-FNR interaction reveals alternative pathways of electron partitioning in photosynthesis. *Sci Rep* 5: 10085
- Wada M, Kagawa T, Sato Y (2003) Chloroplast movement. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 54: 455–468
- Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR (2007) Heat tolerance in plants: an overview. *Environ Exp Bot* 61: 199-223
- Walters RG (2005) Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *J Exp Bot* 56(411): 435-447
- Wang W, Vinocur B, Altman A (2003) Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218: 1-14
- Werner C, Correia O, Beyschlag W (2002) Characteristic patterns of chronic and dynamic photoinhibition of different functional groups in a Mediterranean ecosystem. *Funct Plant Biol* 29: 999–1011
- Willits DH, Peet MM (2001) Measurement of chlorophyll fluorescence as a heat stress indicator in tomato: laboratory and greenhouse comparison. *J Amer Soc Hort Sci* 126(2): 188-194

- Wise RR, Olson AJ, Schrader SM, Sharkey TD (2004) Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. *Plant Cell Environ* 27: 717–724
- Woo NS, Badger MR, Pogson BJ (2008) A rapid, non-invasive procedure for quantitative assessment of drought survival using chlorophyll fluorescence. *Plant Methods* 4(27): 1746-4811
- Woolf AB, Ferguson IB (2000) Post harvest responses to high fruit temperatures. *Postharvest Biol Tec* 21: 7-20
- Yamamoto Y, Aminaka R, Yoshioka M, Khatoon M, Komayama K, Takenaka D, Yamashita A, Nijo N, Inagawa K, Morita N, Sasaki T, Yamamoto Y (2008) Quality control of photosystem II: impact of light and heat stresses. *Photosynth Res* 98: 589-608
- Yamane Y, Shikanai T, Kashino Y, Koike H, Satoh K (2000) Reduction of QA in the dark: Another cause of fluorescence F_0 increases by high temperatures in higher plants. *Photosynth Res* 63: 23-34
- Yamazaki YI (2010) Is light quality involved in the regulation of the photosynthetic apparatus in attached rice leaves? *Photosynth Res* 105(1): 63-71
- Yamori W, Ko N, Kouki H, Ichiro T (2010) Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances. *Plant Physiol* 152(1): 388-399
- Yang XY, Ye XF, Liu GS, Wei HQ, Wang Y (2007) Effects of light intensity on morphological and physiological characteristics of tobacco seedlings. *Chin J Appl Ecol* 18: 2642-2645
- Yordanov I, Goltsev V, Stoyanova T, Venediktov P (1987) High-temperature damage and acclimation of the photosynthetic apparatus. *Planta* 170(4): 471-477
- Young A, Phillip D, Ruban AV, Horton P, Frank HA (1997) The xanthophyll cycle and carotenoid-mediated dissipation of excess excitation energy in photosynthesis. *Pure Appl Chem* 69: 2125-2130
- Zarco-Tejada PJ, Pushnik JC, Dobrowski S, Ustin SL (2003) Steady-state chlorophyll a fluorescence detection from canopy derivative reflectance and double-peak red-edge effects. *Remote Sens Environ* 84: 283-294
- Zhang S, Ma K, Chen L (2003) Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. *Environ Exp Bot* 49: 121-133
- Zinn KE, Tunc-Ozdemir M, Harper JF (2010) Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. *J Exp Bot* 61(7): 1959-1968.

Zushi K, Kajiwara S, Matsuzoe N (2012) Chlorophyll a fluorescence OJIP transient as a tool to characterize and evaluate response to heat and chilling stress in tomato leaf and fruit. *Sci Hort* 148: 39–46

<http://www.agroklub.com> (2015)

7. Sažetak

Jabuke su u voćnjacima vrlo često izložene stresnim okolišnim čimbenicima koji negativno utječu na njihov razvoj i produktivnost. Tijekom ljetnih mjeseci sunčevo zračenje je izrazito visoko i često premašuje količinu svjetlosti koju stablo jabuke može iskoristiti. U kombinaciji s visokim ljetnim temperaturama dolazi do fotoinhibicije. Temperaturni stres i stres od suviška svjetlosti su glavni abiotički stresovi koji negativno utječu na prirodu i kvalitetu ploda, a time na proizvodnju i stabilnost priroda jabuke. Iz tog razloga potrebno je poznavati interakcije između kultivara i okolišnih čimbenika kako bi se pravilnim odabirom kultivara smanjio utjecaj stresa na rast i rodnost jabuke odnosno kako bi se postigli najbolji rezultati u odgovarajućim agroekološkim uvjetima.

Fotosinteza je metabolički proces izrazito osjetljiv na stresne uvjete. Smanjenje fotosinteze je rani indikator nepovoljnih utjecaja okoline u kojoj se biljke nalaze, stoga različite fiziološke reakcije kultivara jabuke mogu poslužiti za istraživanje tolerantnih kultivara na toplinski stres i stres uzrokovan suviškom svjetlosti. Metoda mjerenja fluorescencije klorofila *a* korištena je za procjenu negativnih učinaka visoke temperature i suviška svjetlosti na fotosintetski aparat 5 različitih kultivara jabuke: Jonagold Novajo, Golden Delicious Klona B, Red Chief Camspur, Gala Galaxy i Gold Rush. Istraživane su razlike u fotosintetskoj učinkovitosti između odabranih kultivara kao i mehanizmi regulacije učinkovitosti fotosintetskog aparata u listovima odabranih kultivara u uvjetima okolišnog stresa (povišena temperatura i suvišak svjetlosti). Fotosintetska učinkovitost određena je metodom polifaznog porasta fluorescencije klorofila *a* (OJIP test), koji opisuje učinkovitost fotosintetskog aparata, te utvrđivanjem koncentracije fotosintetskih pigmenata u listovima jabuka.

Rezultati ovog istraživanja ukazuju na smanjenje fotosintetske učinkovitosti uslijed djelovanja povišene temperature i suviška svjetlosti kod svih istraživanih kultivara, što se očitovalo u smanjenju vrijednosti maksimalnog kvantnog prinosa fluorescencije (F_v/F_m) i indeksa fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS})

Istraživani kultivari su pokazali različitu toleranciju na povišenu temperaturu i suvišak svjetlosti u odabranim ekološkim uvjetima. Iz svih mjerenih OJIP parametara tijekom istraživanja, može se zaključiti da je kultivar Gold Rush najtolerantniji na istraživane uvjete povišene temperature i svjetlosti. Kultivari Golden Delicious Klona B i Jonagold Novajo mogu se smatrati tolerantnim, dok kultivari Red Chief Camspur i Gala Galaxy manje tolerantnim kultivarima.

Ključne riječi: jabuka, fluorescencija klorofila *a*, OJIP test, fotosintetski pigmenti, stres, otpornost, povišena temperatura, suvišak svjetlosti

8. Summary

Apple trees growing in the orchards are often exposed to stressful environmental factors that negatively affect their growth and productivity. During the summer months, solar radiation is extremely high and often exceed the amount of light which apple tree can utilize. With the combined stress of high temperature, photoinhibition can occur. High temperature stress and high light stress are the major abiotic stress which adversely affect on fruit yield and quality and consequently on production and stability of apples yield. Therefore, it is necessary to know the interaction between cultivar and environmental factors, because the proper selection of varieties can reduce the impact of stress and contribute to the best results in appropriate environmental conditions.

Photosynthesis is the one of the metabolic processes most sensitive to stress and reduction of photosynthesis is an early indicator of adverse environmental effects on plants, so different physiological responses of apple cultivars can be used in research of cultivars tolerant to heat and high light stress. Measurement of chlorophyll fluorescence is the method that was used for studying the negative effects of high temperatures and excess light on photosynthetic apparatus in leaves of 5 different cultivars of apples: Jonagold Novajo, Golden Delicious Clone B, Red Chief Camspur, Gala Galaxy and Gold Rush.

The aim of this study was to investigate the differences in photosynthetic efficiency among selected cultivars and photosystem II regulatory mechanisms in leaves of selected apple cultivars exposed to the environmental stress (increased temperature and excess irradiation). Photosynthetic efficiency was determined by chlorophyll *a* fluorescence rise (OJIP test), which describe the efficiency of the photosynthetic apparatus, and by determining the concentration of photosynthetic pigments in apples leaves.

The results of this investigation showed lower photosynthetic efficiency due to high temperature and excess of light in all investigated apple cultivars. This was reflected in the reduction of maximum quantum yield of PSII (F_v/F_m) and performance index (PI_{ABS}). Tested cultivars showed different tolerance to investigated stress condition. From all measured OJIP parameters during research, it can be concluded that the most tolerant cultivar was Gold Rush in the studied conditions of elevated temperature and light. Cultivars Golden Delicious Clone B and Jonagold Novajo can be considered as tolerant, while cultivars Red Chief Camspur and Gala Galaxy as less tolerant cultivars.

Keywords: apple, chlorophyll *a* fluorescence, OJIP test, photosynthetic pigments, stress, resistance, high temperature, excess light

9. Prilozi

Tablica 26. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra intenzitet fluorescencije nakon 50 μ s (F_0) (relativne jedinice), izmjerene prijemodne i poslijepodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijepodne	446,55 \pm 4,95	395,10 \pm 5,86	410,40 \pm 6,19
		Poslijepodne	469,15 \pm 5,98	426,80 \pm 6,38	428,45 \pm 5,46
	2015	Prijepodne	410,40 \pm 4,14	381,65 \pm 6,25	335,55 \pm 3,35
		Poslijepodne	428,45 \pm 6,02	459,25 \pm 12,82	373,90 \pm 8,08
Golden Delicious Klon B	2014	Prijepodne	432,25 \pm 3,90	357,00 \pm 4,69	371,05 \pm 3,89
		Poslijepodne	446,70 \pm 3,87	429,70 \pm 7,79	398,65 \pm 5,93
	2015	Prijepodne	371,05 \pm 4,11	346,30 \pm 5,06	327,80 \pm 3,33
		Poslijepodne	398,65 \pm 8,32	415,40 \pm 13,18	359,20 \pm 5,38
Red Chief Camspur	2014	Prijepodne	442,95 \pm 5,07	429,70 \pm 9,66	417,40 \pm 6,30
		Poslijepodne	462,75 \pm 5,17	491,15 \pm 11,15	451,75 \pm 8,48
	2015	Prijepodne	417,40 \pm 5,41	483,75 \pm 19,93	402,80 \pm 15,78
		Poslijepodne	451,75 \pm 7,60	549,35 \pm 19,14	434,10 \pm 10,40
Gala Galaxy	2014	Prijepodne	441,90 \pm 4,63	417,60 \pm 9,08	400,60 \pm 6,28
		Poslijepodne	476,75 \pm 7,18	466,70 \pm 9,88	441,30 \pm 5,15
	2015	Prijepodne	400,60 \pm 7,72	386,55 \pm 3,87	343,50 \pm 4,98
		Poslijepodne	441,30 \pm 5,77	469,75 \pm 15,08	391,50 \pm 5,15
Gold Rush	2014	Prijepodne	423,00 \pm 5,67	352,45 \pm 4,94	372,00 \pm 4,27
		Poslijepodne	438,65 \pm 3,61	383,00 \pm 6,33	408,80 \pm 7,45
	2015	Prijepodne	372,00 \pm 4,0	366,70 \pm 4,97	339,00 \pm 3,19
		Poslijepodne	408,80 \pm 6,77	414,05 \pm 9,83	359,60 \pm 4,95

Tablica 27. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra maksimalni intenzitet fluorescencije (F_m) (relativne jedinice) kultivara jabuke izmjerene prijemodne i poslijepodne tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijepodne	2587,0 \pm 27,15	2500,1 \pm 22,35	2736,6 \pm 27,71
		Poslijepodne	2537,1 \pm 36,91	2080,4 \pm 26,71	2217,4 \pm 60,55
	2015	Prijepodne	2245,7 \pm 18,81	2360,5 \pm 26,42	2192,1 \pm 18,66
		Poslijepodne	2065,4 \pm 37,27	2016,2 \pm 31,04	1830,4 \pm 43,93
Golden Delicious Klon B	2014	Prijepodne	2578,9 \pm 40,66	2272,2 \pm 22,59	2471,4 \pm 22,78
		Poslijepodne	2517,9 \pm 25,40	2013,2 \pm 34,99	2023,2 \pm 56,70
	2015	Prijepodne	2153,4 \pm 32,63	2170,8 \pm 31,20	2107,4 \pm 22,96
		Poslijepodne	2011,9 \pm 40,27	1807,3 \pm 64,15	1793,7 \pm 37,68
Red Chief Camspur	2014	Prijepodne	2567,8 \pm 36,93	2424,4 \pm 26,65	2593,4 \pm 25,06
		Poslijepodne	2425,0 \pm 32,08	2153,8 \pm 36,06	2212,3 \pm 53,17
	2015	Prijepodne	2228,6 \pm 25,67	2318,9 \pm 46,82	2209,6 \pm 25,50
		Poslijepodne	1917,1 \pm 23,82	1969,3 \pm 57,23	1881,9 \pm 42,39
Gala Galaxy	2014	Prijepodne	2531,1 \pm 26,11	2463,1 \pm 32,16	2589,1 \pm 24,62
		Poslijepodne	2482,0 \pm 32,16	2126,9 \pm 36,12	2071,9 \pm 36,25
	2015	Prijepodne	2166,7 \pm 32,87	2289,4 \pm 16,09	2183,4 \pm 23,77
		Poslijepodne	2052,4 \pm 40,36	1536,8 \pm 33,45	1954,8 \pm 35,05
Gold Rush	2014	Prijepodne	2650,9 \pm 43,30	2245,4 \pm 42,21	2551,1 \pm 33,26
		Poslijepodne	2639,5 \pm 51,31	2050,9 \pm 28,92	2226,1 \pm 48,19
	2015	Prijepodne	2191,1 \pm 28,03	2301,6 \pm 33,76	2224,3 \pm 22,8
		Poslijepodne	2115,4 \pm 36,88	1954,4 \pm 42,38	1992,3 \pm 32,82

Tablica 28. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra varijabilna fluorescencija na J stupnju (V_j) (relativne jedinice), izmjerene prijevodne i poslijevodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijevodne	0,39 ± 0,01	0,36 ± 0,01	0,36 ± 0,00
		Poslijevodne	0,44 ± 0,01	0,44 ± 0,01	0,38 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,38 ± 0,01	0,40 ± 0,01	0,35 ± 0,01
		Poslijevodne	0,48 ± 0,01	0,48 ± 0,01	0,42 ± 0,01
Golden Delicious Klon B	2014	Prijevodne	0,39 ± 0,01	0,33 ± 0,01	0,34 ± 0,00
		Poslijevodne	0,46 ± 0,00	0,46 ± 0,01	0,43 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,38 ± 0,01	0,41 ± 0,01	0,37 ± 0,00
		Poslijevodne	0,48 ± 0,01	0,51 ± 0,03	0,45 ± 0,01
Red Chief Camspur	2014	Prijevodne	0,37 ± 0,01	0,35 ± 0,01	0,34 ± 0,00
		Poslijevodne	0,42 ± 0,01	0,33 ± 0,06	0,42 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,36 ± 0,01	0,40 ± 0,01	0,38 ± 0,01
		Poslijevodne	0,49 ± 0,01	0,44 ± 0,01	0,44 ± 0,01
Gala Galaxy	2014	Prijevodne	0,40 ± 0,00	0,35 ± 0,01	0,35 ± 0,01
		Poslijevodne	0,45 ± 0,01	0,45 ± 0,01	0,43 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,37 ± 0,01	0,40 ± 0,00	0,35 ± 0,00
		Poslijevodne	0,41 ± 0,02	0,43 ± 0,01	0,43 ± 0,01
Gold Rush	2014	Prijevodne	0,36 ± 0,00	0,32 ± 0,00	0,33 ± 0,01
		Poslijevodne	0,42 ± 0,01	0,37 ± 0,01	0,39 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,36 ± 0,01	0,40 ± 0,00	0,36 ± 0,00
		Poslijevodne	0,48 ± 0,01	0,47 ± 0,01	0,40 ± 0,01

Tablica 29. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra varijabilna fluorescencija na I stupnju (V_i) (relativne jedinice), izmjerene prijevodne i poslijevodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijevodne	0,65 ± 0,01	0,65 ± 0,01	0,70 ± 0,01
		Poslijevodne	0,67 ± 0,01	0,62 ± 0,01	0,66 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,66 ± 0,00	0,70 ± 0,01	0,68 ± 0,01
		Poslijevodne	0,68 ± 0,01	0,68 ± 0,01	0,61 ± 0,01
Golden Delicious Klon B	2014	Prijevodne	0,65 ± 0,01	0,61 ± 0,01	0,66 ± 0,01
		Poslijevodne	0,70 ± 0,00	0,61 ± 0,01	0,66 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,65 ± 0,01	0,70 ± 0,01	0,67 ± 0,01
		Poslijevodne	0,66 ± 0,01	0,66 ± 0,01	0,62 ± 0,01
Red Chief Camspur	2014	Prijevodne	0,65 ± 0,01	0,66 ± 0,01	0,66 ± 0,01
		Poslijevodne	0,67 ± 0,00	0,53 ± 0,07	0,66 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,67 ± 0,00	0,71 ± 0,01	0,70 ± 0,01
		Poslijevodne	0,68 ± 0,01	0,67 ± 0,02	0,65 ± 0,01
Gala Galaxy	2014	Prijevodne	0,67 ± 0,01	0,65 ± 0,01	0,66 ± 0,01
		Poslijevodne	0,70 ± 0,00	0,63 ± 0,01	0,64 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,65 ± 0,01	0,67 ± 0,01	0,65 ± 0,01
		Poslijevodne	0,61 ± 0,02	0,69 ± 0,02	0,63 ± 0,01
Gold Rush	2014	Prijevodne	0,67 ± 0,01	0,64 ± 0,01	0,68 ± 0,01
		Poslijevodne	0,72 ± 0,01	0,61 ± 0,01	0,68 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,67 ± 0,01	0,72 ± 0,01	0,69 ± 0,01
		Poslijevodne	0,70 ± 0,01	0,69 ± 0,01	0,69 ± 0,01

Tablica 30. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra gustoća aktivnih reakcijskih središta (RC/CS₀) (relativne jedinice), izmjerene prijevodne i poslijevodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijevodne	253,25 ± 2,27	217,37 ± 2,14	230,96 ± 1,60
		Poslijevodne	259,59 ± 2,43	207,83 ± 2,02	213,31 ± 2,42
	2015	Prijevodne	191,55 ± 1,45	144,82 ± 3,35	191,19 ± 1,98
		Poslijevodne	194,07 ± 2,19	146,02 ± 1,32	171,85 ± 2,10
Golden Delicious Klon B	2014	Prijevodne	246,36 ± 1,76	216,40 ± 1,81	230,60 ± 1,95
		Poslijevodne	264,51 ± 1,74	206,88 ± 1,69	218,25 ± 2,49
	2015	Prijevodne	187,74 ± 1,80	132,06 ± 0,86	183,25 ± 1,63
		Poslijevodne	188,78 ± 1,88	132,59 ± 5,57	174,83 ± 1,36
Red Chief Camspur	2014	Prijevodne	240,17 ± 2,58	216,68 ± 2,66	222,76 ± 2,56
		Poslijevodne	241,25 ± 2,04	204,01 ± 3,27	203,06 ± 2,47
	2015	Prijevodne	174,76 ± 1,66	146,03 ± 3,07	169,14 ± 1,63
		Poslijevodne	109,80 ± 4,88	151,75 ± 2,84	164,95 ± 2,16
Gala Galaxy	2014	Prijevodne	245,03 ± 1,39	204,86 ± 2,64	219,61 ± 2,72
		Poslijevodne	257,91 ± 2,21	201,10 ± 2,02	206,56 ± 1,81
	2015	Prijevodne	179,32 ± 1,34	135,89 ± 1,07	179,57 ± 1,08
		Poslijevodne	181,96 ± 5,95	124,35 ± 2,02	171,00 ± 1,69
Gold Rush	2014	Prijevodne	241,27 ± 1,82	192,96 ± 1,67	219,77 ± 2,48
		Poslijevodne	251,64 ± 1,62	191,97 ± 1,60	204,77 ± 1,80
	2015	Prijevodne	175,23 ± 1,72	133,03 ± 0,90	173,19 ± 1,27
		Poslijevodne	188,11 ± 1,74	137,82 ± 1,56	168,52 ± 1,49

Tablica 31. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra maksimalni kvantni prinos fotosustava II (TR₀/ABS) (relativne jedinice), izmjerene prijevodne i poslijevodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijevodne	0,83 ± 0,00	0,84 ± 0,00	0,85 ± 0,00
		Poslijevodne	0,81 ± 0,00	0,79 ± 0,00	0,80 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,83 ± 0,00	0,84 ± 0,00	0,85 ± 0,00
		Poslijevodne	0,79 ± 0,00	0,77 ± 0,01	0,79 ± 0,01
Golden Delicious Klon B	2014	Prijevodne	0,83 ± 0,00	0,84 ± 0,00	0,85 ± 0,00
		Poslijevodne	0,82 ± 0,00	0,79 ± 0,01	0,80 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,83 ± 0,00	0,84 ± 0,00	0,84 ± 0,00
		Poslijevodne	0,79 ± 0,01	0,78 ± 0,03	0,80 ± 0,01
Red Chief Camspur	2014	Prijevodne	0,83 ± 0,00	0,82 ± 0,00	0,84 ± 0,00
		Poslijevodne	0,81 ± 0,00	0,77 ± 0,01	0,79 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,82 ± 0,00	0,79 ± 0,01	0,82 ± 0,01
		Poslijevodne	0,85 ± 0,01	0,71 ± 0,02	0,77 ± 0,01
Gala Galaxy	2014	Prijevodne	0,83 ± 0,00	0,83 ± 0,00	0,85 ± 0,00
		Poslijevodne	0,81 ± 0,00	0,78 ± 0,00	0,79 ± 0,00
	2015	Prijevodne	0,82 ± 0,00	0,83 ± 0,00	0,84 ± 0,00
		Poslijevodne	0,79 ± 0,00	0,69 ± 0,01	0,80 ± 0,00
Gold Rush	2014	Prijevodne	0,84 ± 0,00	0,84 ± 0,00	0,85 ± 0,00
		Poslijevodne	0,83 ± 0,00	0,81 ± 0,00	0,81 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,83 ± 0,00	0,84 ± 0,00	0,85 ± 0,00
		Poslijevodne	0,80 ± 0,00	0,79 ± 0,01	0,85 ± 0,01

Tablica 32. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra apsorpcija po aktivnom reakcijskom središtu (ABS/RC) (relativne jedinice), izmjerene prijevodne i poslijevodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijevodne	1,75 ± 0,02	1,82 ± 0,04	1,78 ± 0,03
		Poslijevodne	1,81 ± 0,02	2,06 ± 0,03	2,01 ± 0,03
	2015	Prijevodne	2,02 ± 0,02	2,64 ± 0,03	1,76 ± 0,03
		Poslijevodne	2,27 ± 0,03	3,14 ± 0,07	2,19 ± 0,08
Golden Delicious Klon B	2014	Prijevodne	1,76 ± 0,02	1,65 ± 0,03	1,61 ± 0,02
		Poslijevodne	1,69 ± 0,02	2,09 ± 0,04	1,83 ± 0,03
	2015	Prijevodne	1,97 ± 0,03	2,62 ± 0,04	1,79 ± 0,03
		Poslijevodne	2,23 ± 0,03	2,92 ± 0,04	2,06 ± 0,03
Red Chief Camspur	2014	Prijevodne	1,85 ± 0,02	1,98 ± 0,04	1,90 ± 0,03
		Poslijevodne	1,92 ± 0,02	2,70 ± 0,02	2,23 ± 0,05
	2015	Prijevodne	2,25 ± 0,03	3,30 ± 0,08	2,39 ± 0,10
		Poslijevodne	2,65 ± 0,05	3,60 ± 0,07	2,64 ± 0,08
Gala Galaxy	2014	Prijevodne	1,80 ± 0,02	2,04 ± 0,04	1,83 ± 0,02
		Poslijevodne	1,85 ± 0,03	2,33 ± 0,05	2,14 ± 0,03
	2015	Prijevodne	2,14 ± 0,03	2,84 ± 0,02	1,91 ± 0,03
		Poslijevodne	2,37 ± 0,08	3,78 ± 0,10	2,29 ± 0,03
Gold Rush	2014	Prijevodne	1,76 ± 0,03	1,83 ± 0,02	1,70 ± 0,02
		Poslijevodne	1,74 ± 0,01	2,00 ± 0,04	2,00 ± 0,03
	2015	Prijevodne	2,08 ± 0,03	2,76 ± 0,03	1,96 ± 0,03
		Poslijevodne	2,25 ± 0,03	3,00 ± 0,06	2,14 ± 0,04

Tablica 33. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra protok uhvaćenih fotona po aktivnom reakcijskom središtu (TR₀/RC) (relativne jedinice), izmjerene prijevodne i poslijevodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijevodne	1,45 ± 0,02	1,53 ± 0,03	1,51 ± 0,03
		Poslijevodne	1,47 ± 0,02	1,63 ± 0,02	1,62 ± 0,02
	2015	Prijevodne	1,67 ± 0,02	2,22 ± 0,03	1,49 ± 0,02
		Poslijevodne	1,78 ± 0,02	2,41 ± 0,02	1,72 ± 0,03
Golden Delicious Klon B	2014	Prijevodne	1,46 ± 0,01	1,39 ± 0,02	1,37 ± 0,02
		Poslijevodne	1,39 ± 0,02	1,64 ± 0,02	1,46 ± 0,02
	2015	Prijevodne	1,63 ± 0,02	2,20 ± 0,03	1,51 ± 0,02
		Poslijevodne	1,76 ± 0,02	2,33 ± 0,05	1,64 ± 0,02
Red Chief Camspur	2014	Prijevodne	1,53 ± 0,02	1,63 ± 0,02	1,59 ± 0,02
		Poslijevodne	1,55 ± 0,02	2,05 ± 0,03	1,76 ± 0,03
	2015	Prijevodne	1,85 ± 0,02	2,58 ± 0,02	1,94 ± 0,05
		Poslijevodne	2,26 ± 0,04	2,56 ± 0,03	2,02 ± 0,04
Gala Galaxy	2014	Prijevodne	1,49 ± 0,01	1,69 ± 0,03	1,55 ± 0,02
		Poslijevodne	1,49 ± 0,02	1,81 ± 0,03	1,68 ± 0,02
	2015	Prijevodne	1,76 ± 0,02	2,36 ± 0,01	1,61 ± 0,02
		Poslijevodne	1,87 ± 0,06	2,58 ± 0,02	1,83 ± 0,02
Gold Rush	2014	Prijevodne	1,47 ± 0,02	1,54 ± 0,02	1,45 ± 0,02
		Poslijevodne	1,45 ± 0,01	1,62 ± 0,03	1,62 ± 0,02
	2015	Prijevodne	1,73 ± 0,02	2,32 ± 0,02	1,66 ± 0,02
		Poslijevodne	1,80 ± 0,02	2,36 ± 0,04	1,75 ± 0,02

Tablica 34. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra elektronski transport po aktivnom reakcijskom središtu (ET_0/RC) (relativne jedinice), izmjerene prijevodne i poslijevodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijevodne	1,45 ± 0,01	0,97 ± 0,01	0,97 ± 0,01
		Poslijevodne	1,47 ± 0,02	0,91 ± 0,02	1,0 ± 0,02
	2015	Prijevodne	1,02 ± 0,01	1,33 ± 0,02	0,96 ± 0,01
		Poslijevodne	0,92 ± 0,02	1,24 ± 0,03	1,0 ± 0,02
Golden Delicious Klon B	2014	Prijevodne	1,46 ± 0,01	0,93 ± 0,01	0,90 ± 0,01
		Poslijevodne	1,39 ± 0,01	0,88 ± 0,01	0,83 ± 0,02
	2015	Prijevodne	1,01 ± 0,01	1,31 ± 0,01	0,96 ± 0,01
		Poslijevodne	0,91 ± 0,02	1,11 ± 0,02	0,90 ± 0,02
Red Chief Camspur	2014	Prijevodne	1,06 ± 0,01	1,06 ± 0,01	1,05 ± 0,01
		Poslijevodne	1,07 ± 0,02	1,07 ± 0,03	1,02 ± 0,02
	2015	Prijevodne	1,18 ± 0,01	1,54 ± 0,02	1,20 ± 0,02
		Poslijevodne	1,14 ± 0,03	1,43 ± 0,02	1,13 ± 0,03
Gala Galaxy	2014	Prijevodne	1,49 ± 0,01	1,09 ± 0,01	1,01 ± 0,02
		Poslijevodne	1,49 ± 0,01	1,0 ± 0,03	0,96 ± 0,02
	2015	Prijevodne	1,10 ± 0,01	1,42 ± 0,01	1,04 ± 0,01
		Poslijevodne	1,09 ± 0,03	1,47 ± 0,03	1,04 ± 0,02
Gold Rush	2014	Prijevodne	1,47 ± 0,01	1,04 ± 0,01	0,97 ± 0,01
		Poslijevodne	1,45 ± 0,02	1,02 ± 0,02	0,99 ± 0,02
	2015	Prijevodne	1,11 ± 0,01	1,38 ± 0,01	1,06 ± 0,01
		Poslijevodne	0,94 ± 0,02	1,26 ± 0,04	1,04 ± 0,02

Tablica 35. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra rasipanje po aktivnom reakcijskom središtu (DI_0/RC) (relativne jedinice), izmjerene prijevodne i poslijevodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijevodne	0,30 ± 0,01	0,29 ± 0,01	0,24 ± 0,01
		Poslijevodne	0,34 ± 0,01	0,43 ± 0,01	0,40 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,35 ± 0,01	0,43 ± 0,01	0,27 ± 0,01
		Poslijevodne	0,49 ± 0,02	0,73 ± 0,05	0,47 ± 0,04
Golden Delicious Klon B	2014	Prijevodne	0,30 ± 0,01	0,26 ± 0,02	0,24 ± 0,01
		Poslijevodne	0,30 ± 0,01	0,45 ± 0,01	0,37 ± 0,02
	2015	Prijevodne	0,34 ± 0,01	0,42 ± 0,01	0,28 ± 0,01
		Poslijevodne	0,47 ± 0,02	0,64 ± 0,02	0,42 ± 0,02
Red Chief Camspur	2014	Prijevodne	0,32 ± 0,01	0,35 ± 0,01	0,31 ± 0,01
		Poslijevodne	0,37 ± 0,01	0,53 ± 0,03	0,47 ± 0,03
	2015	Prijevodne	0,40 ± 0,01	0,72 ± 0,04	0,45 ± 0,04
		Poslijevodne	0,40 ± 0,01	1,05 ± 0,08	0,62 ± 0,04
Gala Galaxy	2014	Prijevodne	0,32 ± 0,01	0,35 ± 0,01	0,28 ± 0,01
		Poslijevodne	0,36 ± 0,01	0,52 ± 0,02	0,46 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,38 ± 0,01	0,48 ± 0,01	0,30 ± 0,01
		Poslijevodne	0,50 ± 0,02	1,20 ± 0,08	0,46 ± 0,01
Gold Rush	2014	Prijevodne	0,28 ± 0,01	0,29 ± 0,01	0,25 ± 0,00
		Poslijevodne	0,29 ± 0,01	0,38 ± 0,02	0,37 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,35 ± 0,01	0,44 ± 0,01	0,30 ± 0,00
		Poslijevodne	0,45 ± 0,01	0,65 ± 0,03	0,39 ± 0,02

Tablica 36. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra omjer koncentracije klorofila reakcijskih središta i koncentracije antena klorofila (RC/ABS) (relativne jedinice), izmjerene prijedodne i poslijepodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijepodne	0,57 ± 0,01	0,55 ± 0,01	0,57 ± 0,01
		Poslijepodne	0,55 ± 0,01	0,49 ± 0,01	0,50 ± 0,01
	2015	Prijepodne	0,50 ± 0,01	0,38 ± 0,00	0,57 ± 0,01
		Poslijepodne	0,44 ± 0,01	0,32 ± 0,01	0,46 ± 0,01
Golden Delicious Klon B	2014	Prijepodne	0,57 ± 0,01	0,61 ± 0,01	0,62 ± 0,01
		Poslijepodne	0,59 ± 0,01	0,48 ± 0,01	0,55 ± 0,01
	2015	Prijepodne	0,51 ± 0,01	0,38 ± 0,01	0,56 ± 0,01
		Poslijepodne	0,45 ± 0,01	0,33 ± 0,02	0,49 ± 0,01
Red Chief Camspur	2014	Prijepodne	0,54 ± 0,01	0,51 ± 0,01	0,53 ± 0,01
		Poslijepodne	0,52 ± 0,01	0,40 ± 0,02	0,45 ± 0,01
	2015	Prijepodne	0,45 ± 0,01	0,31 ± 0,00	0,43 ± 0,02
		Poslijepodne	0,38 ± 0,01	0,28 ± 0,01	0,38 ± 0,01
Gala Galaxy	2014	Prijepodne	0,56 ± 0,01	0,49 ± 0,01	0,55 ± 0,01
		Poslijepodne	0,54 ± 0,01	0,43 ± 0,01	0,47 ± 0,01
	2015	Prijepodne	0,47 ± 0,01	0,35 ± 0,01	0,52 ± 0,01
		Poslijepodne	0,43 ± 0,01	0,27 ± 0,01	0,44 ± 0,01
Gold Rush	2014	Prijepodne	0,57 ± 0,01	0,55 ± 0,01	0,59 ± 0,01
		Poslijepodne	0,57 ± 0,00	0,50 ± 0,01	0,50 ± 0,01
	2015	Prijepodne	0,48 ± 0,01	0,36 ± 0,00	0,51 ± 0,01
		Poslijepodne	0,45 ± 0,01	0,34 ± 0,01	0,47 ± 0,01

Tablica 37. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra omjer protoka uhvaćenih fotona i rasipanja energije (TR_0/DI_0) (relativne jedinice), izmjerene prijedodne i poslijepodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijepodne	4,85 ± 0,07	5,34 ± 0,06	5,68 ± 0,06
		Poslijepodne	4,42 ± 0,09	3,90 ± 0,11	4,19 ± 0,15
	2015	Prijepodne	4,84 ± 0,08	5,20 ± 0,08	5,54 ± 0,06
		Poslijepodne	3,70 ± 0,11	3,46 ± 0,15	3,97 ± 0,19
Golden Delicious Klon B	2014	Prijepodne	4,97 ± 0,09	5,38 ± 0,07	5,67 ± 0,05
		Poslijepodne	4,64 ± 0,07	3,71 ± 0,12	4,11 ± 0,19
	2015	Prijepodne	4,84 ± 0,10	5,29 ± 0,10	5,44 ± 0,07
		Poslijepodne	3,81 ± 0,12	3,64 ± 0,12	4,02 ± 0,15
Red Chief Camspur	2014	Prijepodne	4,80 ± 0,08	4,75 ± 0,10	5,20 ± 0,06
		Poslijepodne	4,24 ± 0,06	3,43 ± 0,12	3,94 ± 0,17
	2015	Prijepodne	4,69 ± 0,04	4,08 ± 0,19	4,63 ± 0,20
		Poslijepodne	5,61 ± 0,16	2,69 ± 0,18	3,38 ± 0,14
Gala Galaxy	2014	Prijepodne	4,73 ± 0,06	4,92 ± 0,07	5,50 ± 0,09
		Poslijepodne	4,22 ± 0,08	3,58 ± 0,10	3,71 ± 0,12
	2015	Prijepodne	4,67 ± 0,08	4,93 ± 0,05	5,36 ± 0,05
		Poslijepodne	3,76 ± 0,12	2,34 ± 0,13	4,00 ± 0,09
Gold Rush	2014	Prijepodne	5,27 ± 0,06	5,37 ± 0,08	5,86 ± 0,03
		Poslijepodne	5,02 ± 0,12	4,38 ± 0,12	4,48 ± 0,15
	2015	Prijepodne	5,02 ± 0,09	5,28 ± 0,05	5,56 ± 0,05
		Poslijepodne	4,02 ± 0,12	3,77 ± 0,15	4,57 ± 0,15

Tablica 38. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra transport elektrona dalje od primarnog akceptora Q_A ($ET_0/(TR_0-ET_0)$) (relativne jedinice), izmjerene prijemodne i poslijepodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijepodne	1,57 ± 0,04	1,78 ± 0,06	1,80 ± 0,04
		Poslijepodne	1,28 ± 0,04	1,30 ± 0,06	1,65 ± 0,08
	2015	Prijepodne	1,61 ± 0,05	1,54 ± 0,07	1,84 ± 0,04
		Poslijepodne	1,09 ± 0,05	1,09 ± 0,05	1,42 ± 0,05
Golden Delicious Klon B	2014	Prijepodne	1,58 ± 0,03	2,05 ± 0,06	1,93 ± 0,03
		Poslijepodne	1,19 ± 0,02	1,21 ± 0,05	1,38 ± 0,07
	2015	Prijepodne	1,65 ± 0,04	1,48 ± 0,05	1,75 ± 0,04
		Poslijepodne	1,10 ± 0,05	1,00 ± 0,06	1,27 ± 0,07
Red Chief Camspur	2014	Prijepodne	1,74 ± 0,04	1,93 ± 0,08	1,98 ± 0,05
		Poslijepodne	1,38 ± 0,04	1,47 ± 0,09	1,44 ± 0,07
	2015	Prijepodne	1,78 ± 0,05	1,51 ± 0,05	1,69 ± 0,07
		Poslijepodne	1,07 ± 0,06	1,30 ± 0,05	1,30 ± 0,06
Gala Galaxy	2014	Prijepodne	1,53 ± 0,03	1,85 ± 0,05	1,93 ± 0,07
		Poslijepodne	1,22 ± 0,03	1,26 ± 0,05	1,37 ± 0,05
	2015	Prijepodne	1,70 ± 0,04	1,49 ± 0,09	1,83 ± 0,03
		Poslijepodne	1,54 ± 0,12	1,36 ± 0,06	1,33 ± 0,05
Gold Rush	2014	Prijepodne	1,76 ± 0,04	2,12 ± 0,05	2,03 ± 0,05
		Poslijepodne	1,40 ± 0,05	1,71 ± 0,07	1,62 ± 0,08
	2015	Prijepodne	1,79 ± 0,04	1,49 ± 0,03	1,75 ± 0,03
		Poslijepodne	1,11 ± 0,05	1,17 ± 0,06	1,52 ± 0,07

Tablica 39. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra indeksa fotosintetske učinkovitosti (PI_{ABS}) (relativne jedinice), izmjerene prijemodne i poslijepodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijepodne	4,40 ± 0,19	5,36 ± 0,32	5,83 ± 0,25
		Poslijepodne	3,19 ± 0,18	2,56 ± 0,21	3,53 ± 0,28
	2015	Prijepodne	3,94 ± 0,20	3,03 ± 0,14	5,87 ± 0,25
		Poslijepodne	1,84 ± 0,16	1,28 ± 0,11	2,75 ± 0,25
Golden Delicious Klon B	2014	Prijepodne	4,52 ± 0,18	6,80 ± 0,33	6,84 ± 0,20
		Poslijepodne	3,32 ± 0,14	2,25 ± 0,19	3,32 ± 0,28
	2015	Prijepodne	4,14 ± 0,23	3,05 ± 0,18	5,38 ± 0,25
		Poslijepodne	1,94 ± 0,14	1,35 ± 0,11	2,61 ± 0,26
Red Chief Camspur	2014	Prijepodne	4,58 ± 0,19	4,76 ± 0,35	5,51 ± 0,23
		Poslijepodne	3,07 ± 0,11	1,91 ± 0,33	2,74 ± 0,28
	2015	Prijepodne	3,76 ± 0,18	1,91 ± 0,16	3,68 ± 0,40
		Poslijepodne	2,30 ± 0,13	0,99 ± 0,09	1,76 ± 0,16
Gala Galaxy	2014	Prijepodne	4,05 ± 0,13	4,57 ± 0,27	5,89 ± 0,28
		Poslijepodne	2,85 ± 0,16	2,02 ± 0,16	2,42 ± 0,18
	2015	Prijepodne	3,79 ± 0,18	2,60 ± 0,06	5,18 ± 0,15
		Poslijepodne	2,61 ± 0,30	0,92 ± 0,09	2,36 ± 0,13
Gold Rush	2014	Prijepodne	5,31 ± 0,16	6,3 ± 0,23	7,04 ± 0,22
		Poslijepodne	4,10 ± 0,23	3,88 ± 0,30	3,81 ± 0,34
	2015	Prijepodne	4,39 ± 0,19	2,86 ± 0,08	4,99 ± 0,14
		Poslijepodne	2,06 ± 0,17	1,54 ± 0,16	3,44 ± 0,31

Tablica 40. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra koncentracija klorofila *a* (Chl *a*) u mg g⁻¹ sv.t., izmjerene prijevodne i poslijevodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijevodne	0,84 ± 0,01	0,64 ± 0,02	0,52 ± 0,01
		Poslijevodne	0,76 ± 0,01	0,58 ± 0,01	0,54 ± 0,02
	2015	Prijevodne	0,72 ± 0,01	1,19 ± 0,02	1,74 ± 0,05
		Poslijevodne	0,90 ± 0,01	1,27 ± 0,02	1,70 ± 0,02
Golden Delicious Klon B	2014	Prijevodne	0,98 ± 0,01	0,76 ± 0,01	0,80 ± 0,01
		Poslijevodne	0,64 ± 0,02	0,73 ± 0,02	1,07 ± 0,02
	2015	Prijevodne	0,69 ± 0,01	1,24 ± 0,06	1,85 ± 0,05
		Poslijevodne	0,83 ± 0,01	1,26 ± 0,02	1,67 ± 0,02
Red Chief Camspur	2014	Prijevodne	1,24 ± 0,03	0,81 ± 0,01	1,28 ± 0,02
		Poslijevodne	0,87 ± 0,03	0,59 ± 0,02	0,61 ± 0,03
	2015	Prijevodne	0,82 ± 0,03	1,35 ± 0,10	1,93 ± 0,11
		Poslijevodne	0,95 ± 0,02	1,37 ± 0,02	2,07 ± 0,05
Gala Galaxy	2014	Prijevodne	1,05 ± 0,03	0,84 ± 0,02	1,05 ± 0,01
		Poslijevodne	0,68 ± 0,01	0,73 ± 0,02	0,90 ± 0,03
	2015	Prijevodne	0,81 ± 0,02	1,47 ± 0,05	2,03 ± 0,02
		Poslijevodne	0,89 ± 0,01	1,28 ± 0,01	1,80 ± 0,05
Gold Rush	2014	Prijevodne	0,80 ± 0,03	1,30 ± 0,02	1,34 ± 0,01
		Poslijevodne	1,05 ± 0,02	1,09 ± 0,02	0,96 ± 0,03
	2015	Prijevodne	0,88 ± 0,03	1,58 ± 0,03	1,82 ± 0,01
		Poslijevodne	1,14 ± 0,03	1,65 ± 0,03	2,15 ± 0,05

Tablica 41. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra koncentracija klorofila *b* (Chl *b*) u mg g⁻¹ sv.t., izmjerene prijevodne i poslijevodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijevodne	0,25 ± 0,01	0,19 ± 0,01	0,17 ± 0,00
		Poslijevodne	0,23 ± 0,00	0,19 ± 0,01	0,18 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,23 ± 0,00	0,40 ± 0,01	0,58 ± 0,03
		Poslijevodne	0,32 ± 0,00	0,40 ± 0,01	0,52 ± 0,00
Golden Delicious Klon B	2014	Prijevodne	0,29 ± 0,01	0,19 ± 0,03	0,25 ± 0,00
		Poslijevodne	0,19 ± 0,01	0,23 ± 0,01	0,33 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,20 ± 0,00	0,38 ± 0,02	0,56 ± 0,02
		Poslijevodne	0,28 ± 0,00	0,36 ± 0,00	0,50 ± 0,01
Red Chief Camspur	2014	Prijevodne	0,42 ± 0,01	0,26 ± 0,01	0,53 ± 0,01
		Poslijevodne	0,30 ± 0,01	0,20 ± 0,01	0,20 ± 0,04
	2015	Prijevodne	0,27 ± 0,01	0,46 ± 0,04	0,64 ± 0,02
		Poslijevodne	0,33 ± 0,01	0,48 ± 0,01	0,74 ± 0,01
Gala Galaxy	2014	Prijevodne	0,33 ± 0,01	0,26 ± 0,00	0,35 ± 0,00
		Poslijevodne	0,22 ± 0,01	0,25 ± 0,01	0,30 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,28 ± 0,01	0,48 ± 0,02	0,65 ± 0,01
		Poslijevodne	0,31 ± 0,01	0,43 ± 0,01	0,58 ± 0,01
Gold Rush	2014	Prijevodne	0,25 ± 0,01	0,46 ± 0,01	0,46 ± 0,01
		Poslijevodne	0,34 ± 0,01	0,34 ± 0,01	0,31 ± 0,01
	2015	Prijevodne	0,28 ± 0,01	0,50 ± 0,01	0,56 ± 0,01
		Poslijevodne	0,37 ± 0,01	0,50 ± 0,01	0,68 ± 0,01

Tablica 42. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra ukupna koncentracija klorofila $a+b$ (Chl $a+b$) u mg g^{-1} sv.t., izmjerene prijedodne i poslijepodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijepodne	1,09 ± 0,02	0,82 ± 0,03	0,68 ± 0,02
		Poslijepodne	0,99 ± 0,02	0,77 ± 0,01	0,72 ± 0,02
	2015	Prijepodne	0,95 ± 0,02	1,59 ± 0,03	2,33 ± 0,08
		Poslijepodne	1,22 ± 0,01	1,66 ± 0,03	2,23 ± 0,03
Golden Delicious Klon B	2014	Prijepodne	1,27 ± 0,01	0,86 ± 0,13	1,05 ± 0,02
		Poslijepodne	0,83 ± 0,03	0,96 ± 0,03	1,40 ± 0,03
	2015	Prijepodne	0,89 ± 0,02	1,63 ± 0,08	2,41 ± 0,07
		Poslijepodne	1,10 ± 0,01	1,62 ± 0,02	2,17 ± 0,05
Red Chief Camspur	2014	Prijepodne	1,66 ± 0,04	1,07 ± 0,01	1,81 ± 0,01
		Poslijepodne	1,18 ± 0,04	0,79 ± 0,03	0,81 ± 0,04
	2015	Prijepodne	1,09 ± 0,05	1,81 ± 0,14	2,57 ± 0,15
		Poslijepodne	1,29 ± 0,03	1,85 ± 0,03	2,81 ± 0,06
Gala Galaxy	2014	Prijepodne	1,38 ± 0,02	1,09 ± 0,02	1,40 ± 0,02
		Poslijepodne	0,90 ± 0,01	0,98 ± 0,02	1,20 ± 0,03
	2015	Prijepodne	1,09 ± 0,03	1,95 ± 0,07	2,68 ± 0,03
		Poslijepodne	1,20 ± 0,01	1,70 ± 0,02	2,37 ± 0,06
Gold Rush	2014	Prijepodne	1,05 ± 0,02	1,77 ± 0,03	1,80 ± 0,03
		Poslijepodne	1,39 ± 0,03	1,44 ± 0,02	1,27 ± 0,03
	2015	Prijepodne	1,16 ± 0,04	2,08 ± 0,03	2,38 ± 0,02
		Poslijepodne	1,51 ± 0,04	2,16 ± 0,03	2,83 ± 0,06

Tablica 43. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra omjer klorofila a i klorofila b (Chl $a / \text{Chl } b$), izmjerene prijedodne i poslijepodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijepodne	3,38 ± 0,01	3,36 ± 0,03	3,07 ± 0,02
		Poslijepodne	3,31 ± 0,02	3,06 ± 0,02	2,93 ± 0,02
	2015	Prijepodne	3,09 ± 0,01	2,98 ± 0,04	3,00 ± 0,05
		Poslijepodne	2,79 ± 0,02	3,20 ± 0,01	3,24 ± 0,03
Golden Delicious Klon B	2014	Prijepodne	3,38 ± 0,02	3,46 ± 0,04	3,28 ± 0,02
		Poslijepodne	3,39 ± 0,04	3,19 ± 0,02	3,24 ± 0,01
	2015	Prijepodne	3,40 ± 0,02	3,26 ± 0,03	3,34 ± 0,08
		Poslijepodne	3,00 ± 0,04	3,51 ± 0,02	3,38 ± 0,02
Red Chief Camspur	2014	Prijepodne	2,95 ± 0,02	3,12 ± 0,05	2,39 ± 0,05
		Poslijepodne	2,87 ± 0,04	2,94 ± 0,03	3,07 ± 0,02
	2015	Prijepodne	3,03 ± 0,03	2,90 ± 0,02	3,01 ± 0,02
		Poslijepodne	2,88 ± 0,03	2,87 ± 0,03	2,80 ± 0,01
Gala Galaxy	2014	Prijepodne	3,15 ± 0,02	3,24 ± 0,02	2,99 ± 0,01
		Poslijepodne	3,12 ± 0,02	2,92 ± 0,01	3,04 ± 0,01
	2015	Prijepodne	2,91 ± 0,03	3,04 ± 0,02	3,12 ± 0,01
		Poslijepodne	2,92 ± 0,04	3,01 ± 0,02	3,11 ± 0,01
Gold Rush	2014	Prijepodne	3,23 ± 0,05	2,81 ± 0,03	2,92 ± 0,07
		Poslijepodne	3,09 ± 0,04	3,19 ± 0,02	3,07 ± 0,03
	2015	Prijepodne	3,20 ± 0,03	3,16 ± 0,04	3,23 ± 0,02
		Poslijepodne	3,07 ± 0,05	3,29 ± 0,01	3,18 ± 0,02

Tablica 44. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra koncentracija karotenoida (Car) u mg g⁻¹ sv.t., izmjerene prijemodne i poslijepodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijepodne	0,31 ± 0,00	0,25 ± 0,01	0,30 ± 0,01
		Poslijepodne	0,31 ± 0,00	0,21 ± 0,00	0,22 ± 0,01
	2015	Prijepodne	0,27 ± 0,01	0,39 ± 0,01	0,61 ± 0,02
		Poslijepodne	0,32 ± 0,00	0,42 ± 0,01	0,64 ± 0,01
Golden Delicious Klon B	2014	Prijepodne	0,36 ± 0,00	0,31 ± 0,03	0,37 ± 0,01
		Poslijepodne	0,26 ± 0,01	0,27 ± 0,02	0,40 ± 0,01
	2015	Prijepodne	0,37 ± 0,01	0,46 ± 0,02	0,59 ± 0,01
		Poslijepodne	0,45 ± 0,00	0,48 ± 0,01	0,57 ± 0,01
Red Chief Camspur	2014	Prijepodne	0,47 ± 0,01	0,37 ± 0,01	0,43 ± 0,01
		Poslijepodne	0,36 ± 0,01	0,26 ± 0,01	0,36 ± 0,02
	2015	Prijepodne	0,44 ± 0,02	0,53 ± 0,04	0,65 ± 0,04
		Poslijepodne	0,40 ± 0,01	0,54 ± 0,01	0,70 ± 0,01
Gala Galaxy	2014	Prijepodne	0,41 ± 0,00	0,48 ± 0,01	0,46 ± 0,01
		Poslijepodne	0,32 ± 0,00	0,43 ± 0,01	0,46 ± 0,01
	2015	Prijepodne	0,36 ± 0,01	0,55 ± 0,02	0,76 ± 0,00
		Poslijepodne	0,49 ± 0,01	0,50 ± 0,01	0,63 ± 0,02
Gold Rush	2014	Prijepodne	0,33 ± 0,01	0,44 ± 0,01	0,47 ± 0,00
		Poslijepodne	0,40 ± 0,01	0,42 ± 0,01	0,39 ± 0,01
	2015	Prijepodne	0,37 ± 0,01	0,51 ± 0,01	0,53 ± 0,01
		Poslijepodne	0,41 ± 0,01	0,51 ± 0,01	0,62 ± 0,01

Tablica 45. Srednje vrijednosti i standardne greške parametra koncentracija produkata lipidne peroksidacije (TBARS) u nmol g⁻¹ sv.t., izmjerene prijemodne i poslijepodne na listovima različitih kultivara jabuke tijekom lipnja, srpnja i kolovoza 2014. i 2015. godine.

Kultivar	Godina	Mjerenje	Mjesec		
			Lipanj	Srpanj	Kolovoz
Jonagold Novajo	2014	Prijepodne	10,61 ± 0,37	5,61 ± 0,11	7,79 ± 0,20
		Poslijepodne	17,84 ± 0,40	5,92 ± 0,09	7,26 ± 0,14
	2015	Prijepodne	6,02 ± 0,35	8,61 ± 0,24	8,65 ± 0,07
		Poslijepodne	8,04 ± 0,24	8,21 ± 0,16	9,17 ± 0,19
Golden Delicious Klon B	2014	Prijepodne	13,49 ± 0,18	8,51 ± 0,10	11,44 ± 0,28
		Poslijepodne	17,44 ± 0,27	7,95 ± 0,20	12,55 ± 0,14
	2015	Prijepodne	5,84 ± 0,17	10,73 ± 0,17	10,52 ± 0,31
		Poslijepodne	6,47 ± 0,37	9,49 ± 0,21	12,37 ± 0,19
Red Chief Camspur	2014	Prijepodne	18,41 ± 0,95	5,64 ± 0,19	9,32 ± 0,14
		Poslijepodne	17,04 ± 0,18	6,17 ± 0,10	12,86 ± 0,33
	2015	Prijepodne	4,49 ± 0,25	9,21 ± 0,17	11,35 ± 0,21
		Poslijepodne	5,94 ± 0,35	8,93 ± 0,21	10,64 ± 0,14
Gala Galaxy	2014	Prijepodne	13,57 ± 0,24	4,93 ± 0,09	10,24 ± 0,24
		Poslijepodne	13,69 ± 0,17	7,17 ± 0,07	12,12 ± 0,18
	2015	Prijepodne	5,41 ± 0,32	9,80 ± 0,23	11,29 ± 0,16
		Poslijepodne	7,26 ± 0,50	8,78 ± 0,54	10,90 ± 0,13
Gold Rush	2014	Prijepodne	14,00 ± 0,11	10,26 ± 0,24	13,86 ± 0,17
		Poslijepodne	13,78 ± 0,18	9,84 ± 0,06	14,11 ± 0,22
	2015	Prijepodne	7,49 ± 0,19	11,47 ± 0,18	14,59 ± 0,19
		Poslijepodne	10,38 ± 0,27	11,94 ± 0,20	14,43 ± 0,17

Tablica 46. Srednje vrijednosti ispitivanih parametara OJIP testa u relativnim jedinicama; koncentracije produkata lipidne peroksidacije (TBARS) u nmol g⁻¹ sv.t. i uroda u kg izmjerene u 2014. i 2015. godini. Srednje vrijednosti označene različitim slovima se razlikuju statistički prema LSD testu (^{a,b} = p<0,05; ^{A,B} = p<0,01)

Parametri												
Kultivar	Godina	F _v /F _m	ABS/RC	DI ₀ /RC	ET ₀ /RC	RC/CS ₀	RC/ABS	ET ₀ /(TR ₀ -ET ₀)	TR ₀ /DI ₀	PI _{ABS}	TBARS	Urod
Jonagold Novajo	2014.	0,82	1,88 ^B	0,34 ^b	0,93 ^B	230,17 ^A	0,54 ^A	1,56	4,72	4,12	9,17	11,55
	2015.	0,81	2,34 ^A	0,46 ^a	1,08 ^A	173,32 ^B	0,45 ^B	1,43	4,45	3,12	8,12	12,01
Golden D. Klon B	2014.	0,82	1,77 ^B	0,32	0,86 ^b	230,33 ^A	0,57 ^a	1,56	4,75	4,47	11,90 ^a	9,19 ^B
	2015.	0,81	2,43 ^A	0,59	1,03 ^a	166,63 ^B	0,45 ^b	1,38	4,48	3,08	9,24 ^b	15,17 ^A
Red C. Campur	2014.	0,81	2,09 ^b	0,41 ^B	1,09	219,6 ^a	0,49 ^a	1,59	4,39	3,82 ^a	11,57	1,83 ^B
	2015.	0,79	2,8 ^a	0,61 ^A	1,27	152,83 ^b	0,37 ^b	1,44	4,18	2,40 ^b	8,43	5,29 ^A
Gala Galaxy	2014.	0,82	2,00 ^b	0,38	0,96 ^B	222,50 ^a	0,51	1,53	4,44	3,64 ^a	10,29	7,18 ^B
	2015.	0,80	2,56 ^a	0,55	1,19 ^A	162,83 ^b	0,41	1,54	4,18	2,91 ^b	8,91	12,54 ^A
Gold Rush	2014.	0,83	1,84 ^B	0,31 ^b	0,97 ^B	217,17 ^A	0,55 ^a	1,77	5,06	5,07 ^a	12,64	5,96 ^B
	2015.	0,82	2,37 ^A	0,43 ^a	1,13 ^A	162,55 ^B	0,44 ^b	1,47	4,70	3,21 ^b	11,72	17,81 ^A

10. Životopis

Rođena sam 18. veljače 1974. godine u Osijeku. Nakon završene Jezične gimnazije u Osijeku (1992. godine) upisala sam Poljoprivredni fakultet u Osijeku, smjer ratarstvo. Diplomirala sam 1998. godine te stekla zvanje diplomirani inženjer poljoprivrede, smjer ratarstvo. Pripravnički staž odradila sam 2007. godine u Vaši mali vrtlari i CIB trade d.o.o u Šibeniku. Od kolovoza 2007. godine do listopada 2008. godine bila sam zaposlena kao stručni suradnik na Poljoprivrednom institut Osijek, odjelu za voćarstvo. Od listopada 2008. godine radim kao znanstvena novikanja na Poljoprivrednom institutu Osijek, odjel za voćarstvo gdje sam zaposlena u sklopu projekta „Biotehnološke metode u identifikaciji, selekciji i razmnožavanju voćaka“ (073-1781844-1930) voditeljice dr. sc. Zorica Jurković. Iste godine upisala sam Poslijediplomski interdisciplinarni sveučilišni studij Molekularne bioznanosti – modul biologija biljaka. U sklopu znanstvenog istraživanja u okviru projekta, radila sam u Laboratoriju za kulturu biljnoga tkiva i obavljala poslove vezane uz primjenu kulture *in vitro* u razmnožavanju i ozdravljanju voćaka s posebnim naglaskom na kulturu meristema i mikropropagaciju. Tijekom 2007. godine bila sam na znanstveno-stručnom usavršavanju u komercijalnom laboratoriju za mikropropagaciju „Vivai Battistini“ u Ceseni, Italija. Također, radim kao tehnolog u proizvodnji matičnih nasada. Kao suradnik radim na projektu „Utjecaj bioloških mjera na suzbijanje obične kruškine buhe (*Cacopsylla pyri* L.) i smanjenje abiotskog stresa u sustavu integrirane zaštite“, voditeljice dr.sc. Vesne Tomaš, pod pokroviteljstvom Vijeća za istraživanja u poljoprivredi. U okviru navedenog projekta radim na istraživanjima abiotskog stresa u nasadu krušaka.

Udana sam i majka sam dvoje djece.

Sudjelovala sam na nekoliko domaćih i međunarodnih znanstvenih i stručnih skupova, a kao autor i koautor objavila sam slijedeće radove:

Znanstveni radovi objavljeni u CC časopisima:

Lončarić, Ante; Dugalić, Krunoslav; **Mihaljević, Ines**; Jakobek, Lidija; Piližota, Vlasta (2014) Effects of sugar addition on total polyphenol content and antioxidant activity of frozen and freeze-dried apple purée. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 62(7) 1674-1682

Znanstveni radovi objavljeni u drugim radovima:

Mihaljević, Ines; Dugalić, Krunoslav; Tomaš, Vesna; Viljevac, Marija; Čmelik, Zlatko; Puškar, Boris; Jurković, Zorica (2013) In vitro sterilization procedures for micropropagation of 'Oblačinska' sour cherry. Journal of Agricultural Sciences 58(2) 117-126

Mihaljević, Ines; Dugalić, Krunoslav; Tomaš, Vesna; Viljevac, Marija; Puškar, Boris; Čupić, Tihomir; Jurković, Zorica (2013) Influence of different carbon sources on *in vitro* rooting of sour cherry cv. Oblačinska. Pomologia Croatica : glasilo Hrvatskog agronomskog društva 19(1-4) 23-35

Viljevac, Marija; Dugalić, Krunoslav; **Mihaljević, Ines**; Šimić, Domagoj; Sudar, Rezica; Jurković, Zorica; Lepeduš, Hrvoje (2013) Chlorophyll content, photosynthetic efficiency and genetic markers in two sour cherry (*Prunus cerasus* L.) genotypes under drought stress. Acta botanica Croatica 72(2) 221-235

Viljevac, Marija; Dugalić, Krunoslav; Jurković, Vlatka; **Mihaljević, Ines**; Tomaš, Vesna; Puškar, Boris; Lepeduš, Hrvoje; Sudar, Rezica; Jurković, Zorica (2012) Relation between polyphenols content and skin colour in sour cherry fruits. Journal of Agricultural Sciences 57(2) 57-67

Viljevac, Marija; Dugalić, Krunoslav; Lepeduš, Hrvoje; **Mihaljević, Ines**; Jurković, Zorica; Sudar, Rezica; Cesar, Vera; Šimić, Domagoj (2012) Repeated measures analysis of changes in photosynthetic efficiency in sour cherry during water deficit. Poljoprivreda (Osijek) 18(1) 36-40

Jurković, Zorica; Dugalić, Krunoslav; Viljevac, Marija; **Piližota, Ines**; Vokurka, Aleš; Puškar, Boris; Pejić, Ivan (2008) Preliminary report on the use of biotechnology in sweet and sour cherry research. Acta Agronomica Hungarica 56(4) 417-420

Stručni radovi u drugim časopisima

Mihaljević, Ines; Tomaš, Vesna; Dugalić, Krunoslav; Jurković, Zorica; Viljevac, Marija; Puškar, Boris (2012) Učinci natrij-hipoklorita (NaClO) i živinog (II) klorida (HgCl₂) na površinsku sterilizaciju pupova Oblačinske višnje u kulturi *in vitro*. Pomologia Croatica : glasilo Hrvatskog agronomskog društva 17(1-2) 51-56

Znanstveni radovi u zbornicima skupova s međunarodnom recenzijom:

Viljevac, Marija; Dugalić, Krunoslav; Jurković, Vlatka; **Mihaljević, Ines**; Tomaš, Vesna; Sudar, Rezica; Čmelik, Zlatko; Jurković, Zorica (2013) Several pomological and chemical fruit properties of introduced sweet cherry cultivars in agroecological conditions of Eastern Slavonia. 48. hrvatski i 8. međunarodni simpozij agronoma. Zbornik radova, Lončarić, Z (ur.), Osijek, Poljoprivredni fakultet Osijek, Sveučilište J.J. Strossmayera u Osijeku, 860-864

Viljevac, Marija; Lepeduš, Hrvoje; Dugalić, Krunoslav; **Mihaljević, Ines**; Puškar, Boris; Šimić, Domagoj; Sudar, Rezica; Jurković, Zorica (2012) Maximum quantum yield of photosystem II and chlorophyll content in leaves of sour cherry cultivars challenged by drought. 47. hrvatski i 7. međunarodni simpozij agronoma. Zbornik radova, Pospišil, M (ur.), Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet Zagreb, Hrvatska, 817-820

Sažeci u zbornicima skupova

Mihaljević, Ines; Dugalić, Krunoslav; Viljevac Vuletić, Marija; Vuković, Dominik; Tomaš, Vesna (2016) Effect of kaolin clay application on photosynthetic efficiency and yield of pear cultivars. 51 hrvatski i 11 međunarodni simpozij agronoma. Zbornik radova, Pospišil, M; Vnućec, I (ur.). Zagreb, Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet, Zagreb, Hrvatska, 214-215

Tomaš, Vesna; Brmež, Mirjana; Dugalić, Krunoslav; **Mihaljević, Ines**; Viljevac, Vuletić, Marija; Šimić, Domagoj; Barić, Božena (2016) Monitoring and fruit protection of codling moth in integrated apple production. Integrated pest management in sustainable and safe fruit production. Zbornik sažetaka, Jemrić, T (ur.), Zagreb, Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet Zagreb, Hrvatska, 58-58

Viljevac Vuletić, Marija; Tomaš, Vesna; **Mihaljević, Ines**; Jurković Zorica; Krunoslav Dugalić (2015) Antioksidacijski sustav u listovima jabuke u ekološkom i integriranom sustavu zaštite Okolišno prihvatljiva proizvodnja kvalitetne i sigurne hrane. Zbornik sažetaka, Kralik, G (ur.), Sveučilište J.J.Strossmayera u Osijeku, Hrvatska, 23-24

Tomaš, Vesna; Brmež, Mirjana; Šimić, Domagoj; Dugalić, Krunoslav; **Mihaljević, Ines**; Vuković, Dominik; Viljevac, Marija (2015) The efficiency of kaolin in the suppression of codling moth (*Cydia pomonella* L.). 4. Međunarodni simpozij Kopački rit: jučer, danas, sutra. Zbornik sažetaka, Rožac, V; Bolšec, B; Kučera, S; Tot Forjan, R (ur.), Tikveš-Kopačevo, Hrvatska, 56-56

Dugalić, Krunoslav; Jurković, Zorica; Vuković, Dominik; Sudar, Rezica; Jurković, Vlatka; Viljevac Vuletić, Marija; **Mihaljević, Ines**; Tomaš, Vesna (2014) Utjecaj klimatskih prilika na sadržaj ukupnih fenola i antocijana u plodu šljive. Okolišno prihvatljiva proizvodnja kvalitetne i sigurne hrane. 4. Zbornik sažetaka, Kralik, G (ur.), Osijek, Hrvatska, 54-55

Viljevac, Marija; Dugalić, Krunoslav; Jurković, Vlatka; **Mihaljević, Ines**; Tomaš, Vesna; Puškar, Boris; Lepeduš, Hrvoje; Sudar, Rezica; Jurković, Zorica (2012) Relation between polyphenols content and skin color in sour cherry fruits. 14. Srpski kongres voćarstva i vinogradarstva sa međunarodnim sudjelovanjem. Zbornik sažetaka, Nikolić, D (ur.), Vrnjačka Banja, Sveučilište u Beogradu, Poljoprivredni fakultet i Srpsko znanstveno pomološko društvo - Čačak, Srbija, 151-151

Viljevac, Marija; Dugalić, Krunoslav; Jurković, Vlatka; **Mihaljević, Ines**; Tomaš, Vesna; Puškar, Boris; Lepeduš, Hrvoje; Sudar, Rezica; Jurković, Zorica (2012) The influence of year and location on polyphenols and

anthocyanins content in sour cherry cultivars. 14. Međunarodni znanstveno stručni skup Ružičkine dani "Today science-tomorrow industry". Zbornik sažetaka, Jukić, A (ur.), Vukovar: Hrvatsko društvo kemijskih inženjera i Prehrambeno tehnološki fakultet, Sveučilište J.J. Strossmayer u Osijeku, Hrvatska, 77

Viljevac, Marija; Dugalić, Krunoslav; Jurković, Vlatka; **Mihaljević, Ines**; Tomaš, Vesna; Sudar, Rezica; Jurković, Zorica (2012) Polyphenols and anthocyanins in sour cherry fruits depend on cultivar and harvest year. Zbornik sažetaka, Gavrović-Jankulović, M (ur.), Beograd, Food International Conference "Food, health and well being", Beograd, Kemijski fakultet, Sveučilište u Beogradu, Srbija, 51

Viljevac, Marija; Dugalić, Krunoslav; **Mihaljević, Ines**; Šimić, Domagoj; Sudar, Rezica; Jurković, Zorica; Lepeduš, Hrvoje (2012) Chlorophyll fluorescence and genetic markers as tools for drought tolerance screening in sour cherry cultivars. 11. Hrvatski biološki kongres sa međunarodnim sudjelovanjem. Zbornik sažetaka, Jelaska SD, Klobučar GIV, Šerić Jelaska L, Leljak Levanić D, Lukša Ž (ur.), Hrvatsko biološko društvo (1885), Zagreb, Hrvatska, 173-174

Tomaš, Vesna; **Mihaljević, Ines**; Dugalić, Krunoslav; Puškar, Boris; Cvjetković, Bogdan (2011) Preliminarni rezultati korištenja ekoloških preparata na jabukama. Zbornik sažetaka 8. Simpozijuma o zaštiti bilja u Bosni i Hercegovini, Teslić, Bosna i Hercegovina, 52-52

Puškar, Boris; Jurković, Zorica; Viljevac, Marija; **Piližota, Ines** (2008) Klonska selekcija oblačinske višnje. 3. Znanstveno-stručno savjetovanje hrvatskih voćara s međunarodnim sudjelovanjem. Zbornik sažetaka, Čuljat, V (ur.), Zadar, Hrvatska, 56-57

