

Različiti aspekti inhibicije rastenja i fotosinteze kukuruza (*Zea mays* L.) uzrokovanih fosfonatnim herbicidom sulfosatom.

6. Manipulacija statusom lisnog pokrova zasenjivanjem

Bogdan Nikolić^{1*}, Goran Drinić², Sanja Đurović¹, Vladan Jovanović³,
Ivica Đalović⁴ i Aca Marković⁵

¹ Institut za zaštitu bilja i životnu sredinu, Teodora Drajzera 9, 11000 Beograd, Srbija

² Institut za kukuruz, Slobodana Bajića 1, Zemun Polje, 11080 Beograd-Zemun, Srbija

³ Institut za pesticide i zaštitu životne sredine, Banatska 31b, 11080 Beograd-Zemun, Srbija

⁴ Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Maksima Gorkog 30, 21000 Novi Sad, Srbija

⁵ Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Kragujevcu, Radoja Domanovića 12,
34000 Kragujevac, Srbija

*e-mail korespodenta: bogdannik@mail2world.com

REZIME

Manipulacija statusom lisnog pokrova putem zasenjivanja (nezavisno od toga da li su tretirane ili ne herbicidom sulfosatom) biljaka kukuruza raslih u kontrolisanim uslovima, ne dovodi do značajnijih izmena u preraspodeli suve mase. Međutim, inhibicija akumulacije suve mase i rastenja biljaka kukuruza usled tretmana sulfosatom znatno je veća kod nezasenjenih (S) odnosno zasenjenih (Sh) biljaka. Smatramo da su ove razlike uslovljene funkcionalno kompenzacionim procesima, ranije primećenim kod drugih vidova manipulacija „proizvođač-potrošač” odnosa u biljci. Do inhibicije parametara fluorescencije Chla i fotosinteze, usled dejstva herbicidom sulfosatom, dolazi tek 6-og dana ogleada, ali je tad gašenje fotosintetskih funkcija listova kukuruza naglo. Međutim, kod kontrolnih biljaka, pomenuti parametri su na kraju ogleada značajno veći kod zasenjenih (Sh) odnosno nezasenjenih (S) biljaka. Pomenuti nalaz isto tumačimo funkcionalno kompenzacionim procesima. Kod biljaka kukuruza raslih u polju, pri punoj dnevnoj svetlosti, pa prenetih u senku (gde su aklimatizovane), zapažamo znatnu inhibiciju rastenja, akumulacije ukupne suve mase i njene alokacije prema korenu i listovima, uz znatno povećanje udeone suve mase stabla i rano smanjenje vrednosti RWC parametra vodnog režima listova, pri tretmanu herbicidom sulfosatom. Pored toga tretman sulfosatom dovodi kod zasenjenih biljaka i do značajnog sniženja svih parametara fotosinteze i fluorescencije Chla. To vodi ranoj degradaciji Chla i Chl b, a tek na kraju ogleada i degradaciji karotenoida (što je saglasno nepromenjenim vrednostima NPQ parametra fotoprotekcije lista), kod zasenjenih i sulfosatom tretiranih biljaka kukuruza. Znači, antenske funkcije fotosinteze tokom ogleada nisu bitno ugrožene dejstvom sulfosata. Prema tome, kod zasenjenih biljaka kukuruza većina inhibitornih i degradativnih procesa uzrokovanih dejstvom sulfosata posredovano je inhibicijom rastenja i funkcije korena, kao inhibicijom vodnog

režima listova. Zasenjivanje tretiranih biljaka kukuruza, raslih u kontrolisanim uslovima, izgleda da vodi drugačijim posledicama, nego kod zasenjenih biljaka raslih u uslovima polja i tretiranih sulfosatom. To tumačimo time da je kod kontrolisanih biljaka zasenjivanje bilo delimično i znatno kraće, pa se nastale promene mogu smatrati procesima kompenzacije, dok je kod biljaka raslih u uslovima polja zasenjivanje bilo dugotrajnije pre samog tretmana, pa se nastali fenotip „biljaka senke” pokazao veoma osjetljivim na inhibitorno dejstvo sulfosata. Znači, dužina i obim zasenjivanja veoma utiču na reakciju biljaka kukuruza na dejstvo sulfosata, što svedoči o značaju „proizvođač-potrošač” odnosa u tom slučaju.

Ključne reči: *Zea mays* L., sulfosat, zasenjivanje, preraspodela suve mase, Chla, fluorescencija, karotenoidi

UVOD

Fosfonatni herbicidi (glifosat, sulfosat) indukuju inhibiciju šikimatnog biosintetskog puta, što je prvi pretpostavljeni način dejstva tih herbicida (Amrhein et al., 1980). Geiger je sa saradnicima (Geiger and Bestman, 1990; Servaites et al., 1987; Shieh et al., 1991) istraživao ranu (1-2 h po tretmanu) inhibiciju fotosinteze i sinteze skroba indukovanu herbicidom glifosatom. Pored toga, tokom tih fitotoksičnih procesa, procesi sinteze saharoze i floemskog transporta asimilata i glifosata nastavljaju se još nekoliko dana po tretmanu (Geiger and Bestman, 1990), što doprinosi ukupnom fitotoksičnom efektu ovog herbicida. U našim prethodnim radovima (Nikolić, 2007; Nikolić i sar., 2007 a, b, c, d; Nikolić i sar., 2010) razmotrili smo ove nalaze tokom inhibicije fotosinteze i rasteња biljaka kukuruza tretiranih sulfosatom i izloženih različitim manipulacijama „proizvođač-potrošač” odnosa između biljnih organa. Dalje smo razmotrili sve te nalaze, dobijene na kukuruzu (gajenog u kontrolisanim i u uslovima polja) i izloženog zasenjivanju lisnog pokrova biljaka. Zasenjivanje je stari metod za manipulaciju lisnog pokrova biljaka (delom ili u celini) i istraživanje uticaja „proizvođač-potrošač” odnosa na rasteње biljaka (Björkman, 1981; De Groot et al., 2002; Farrar & Gunn, 1998; Fondy and Geiger, 1980; Poorter and Nagel, 2000; Poorter and Van der Verf, 1998).

MATERIJAL I METODE

Biljke kukuruza (*Zea mays* L.; hyb. ZPSC 704) gajene su u kontrolisanim uslovima fitotron-ske prostorije (PAR_{max}=300-400 μmol m⁻²s⁻¹, fotoperiod: 14/10 h, temperatura: 22/18±4 °C i vlažnost: 55/65± 5%) na glistenjaku u plastičnim sudovima (V=0,5 l) do uzrasta 5-tog skoro potpuno formiranog lista (biljke uzrasta 4 nedelje). Na dan tretmana herbicidom, ½ biljaka zasenjena su prva 4 lista A1-folijom (Sh biljke), a ½ biljaka ostala je nezasenjena (S biljke).

Na početku ogleda polovina biljaka (i Sh i S biljke) kukuruza biva tretirana herbicidom sulfosatom (syn. glifosat-trimezijum; preparat *Touchdown*[®], Syngenta, UK, 480 g/l a.s., sa odgovarajućim okvašivačem) u koncentraciji od 10-2 mol (Nikolić, 2007; Nikolić i sar., 2007 a, b, c, d; Servaites et al., 1987). Tretman se obavlja leđnom prskalicom („Solo”, Germany), uz

radni pritisak od 0,4 MPa, do potpunog kvašenja listova. Tretiranje i post-tretman (do sušenja listova) izvode se pri slaboj svetlosti, posle čega se biljke prenose u fitotronska prostorija, gde se čuvaju do kraja ogleada (osam dana po tretmanu herbicidom sulfosatom).

Biljke kukuruza (*Zea mays* L.; hyb. ZPSC 704) gajene su i u poljskim uslovima, pri punoj dnevnoj svetlosti ($PAR_{max} > 1500 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; fotoperiod $\sim 15/9 \text{ h}$) uz približno stabilan ($28/22 \pm 4 \text{ }^\circ\text{C}$, $50/60 \pm 5\%$) režim temperature i vlage u julu 2002 g., do uzrasta od dve nedelje, kada su prenesene u senku drveta ($PAR_{max} < 200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), da rastu do uzrasta od četiri nedelje. Tretman herbicidom tih biljaka izveden je ekvivalentno tretmanu biljaka gajenih u kontrolisanim uslovima.

PAM-fluorimetrijom (PAM 101/103 fluorometar, Walz, Effeltrich, Gemany) prati se indukcija i gašenje fluorescencije Chla (Maxwell and Johnson, 2000). Parametri gašenja fluorescencije (qP, Fv/Fm, Φ PS II), iako zametniji za određivanje, pružaju nam obilje informacija o funkciji fotosistema 2 i ukupne (u slučaju kukuruza, kao C_4 biljke: Maxwell and Johnson, 2000; Nikolić, 2007) fotosinteze, u normalnim uslovima i pri izloženosti biljaka nekom stresu (Lichtenthaler, 1996; Maxwell and Johnson, 2000; Nikolić, 2007). Merenja fluorescencije Chla vrše se na 20-25 cm od vrha petog, potpuno razvijenog lista, pri $PAR_{aktinsko} = 450-500 \text{ } \mu\text{mol (fotona) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Merenje intenziteta fotosintetski aktivne radijacije (PAR), radi proračuna fotosintetskog parametra ETR (Maxwell and Johnson, 2000), vršeno je aparatom Quantum Data Logger (LI-1000, LI-COR, Lincoln, NE, USA), na istom listu gde su sprovedena merenja fluorescencije Chla.

Po merenju fluorescencije Chla uzimaju se, sa istog mesta gde je to merenje obavljeno, uzorci (definisane površine) za određivanje sadržaja fotosintetskih pigmenta i RWC parametar vodnog režima. Ekstrakcija fotosintetskih pigmenta iz uzoraka vrši se pasivno u DMF-u na $-20 \text{ }^\circ\text{C}$. Iz tako dobijenog ekstrakta direktno se na spektrofotometru (rezolucije 1-4 nm) očitavaju apsorbance uzoraka na 664, 647 i 480 nm (A_{664} , A_{647} i A_{480}). Potom se pomoću odgovarajućih formula (Nikolić, 2007; Wellburn, 1994), izračunavaju sadržaji Chl_a (C_a), Chl_b (C_b) i ukupnih karotenoida (C_{x+c}) u ekstraktu uzorka lista ($\mu\text{g/ml}$), kao i izraženo u odnosu na odgovarajuću površinu uzorka lista (mg m^{-2}).

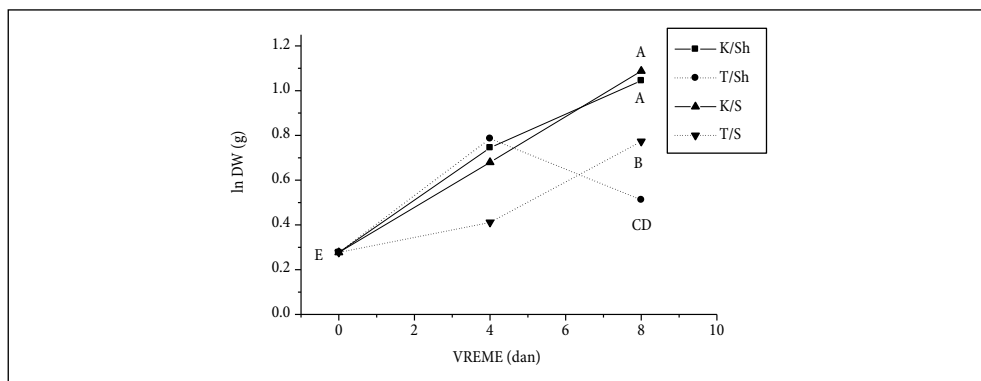
Određivanje RWC (relativni sadržaj vode: %), vrši se merenjem sveže mase uzoraka listova (FW: g) na analitičkoj vagi. Ti uzorci se inkubiraju 4 časa na destilovanoj vodi, u mraku, posle čega se (višak vode sa uzoraka se uklanja) meri se tzv. turgidna tj. masa vlaženja (TW: g). Uzorci se zatim suše u sušnici na $105 \text{ }^\circ\text{C}$, posle čega se meri suva masa uzoraka (DW: g). Iz tih vrednosti (FW, TW i DW) izračunava se RWC (Nikolić i sar., 2007a).

Po merenju parametara fluorescencije Chla, na početku, četvrtog dana i na kraju ogleada uzimaju se uzorci za analizu akumulacije i preraspodele suve mase. Pri izolaciji korena (ispiranje pri umereno jakom mlazu vode), pored određivanja sveže mase, određuje se i zapremina korena saglasno Arhimedovom zakonu (Nikolić, 2007). Potom se uzorci biljnih organa suše (na $t=80 \text{ }^\circ\text{C}$) do vazdušno suvog stanja, posle čega se mere na tehničkoj vagi. Na osnovu morfometrijske analize izračunavaju se parametri rastenja definisani saglasno: Poorter-u i Garnier-u (1998) i Lambers-u sa saradnicima (1998). To je RGR tj. relativna brzina rastenja (brzina povećanja suve mase po jedinici suve mase biljke: $\text{mg g}^{-1} \text{ dan}^{-1}$). RGR se izračunava

po formuli De Groot-ove i saradnika (2002). Pre izračunavanja parametara rastjenja vrši se ln-transformacija vrednosti (srednje) suve mase biljaka (W), saglasno Poorter-u i Garnier-u (1996). Preraspodelu suve mase u biljci izražavamo alometrijskim koeficijentima (udeone suve mase pojedinih biljnih organa prema ukupnoj suvoj masi biljke), definisanim saglasno Farrar-u i Gunn-ovoj (1998). Ti parametri (De Groot et al., 2002; Nikolić, 2007) su: LMR (udeo suve mase listova u ukupnoj suvoj masi biljke: $g\ g^{-1}$), RMR (udeo suve mase korena u ukupnoj suvoj masi biljke: $g\ g^{-1}$) i SMR (udeo suve mase stabla u ukupnoj suvoj masi biljke: $g\ g^{-1}$).

Statistička obrada rezultata započeta je računanjem srednje vrednosti praćenih parametara (program *M Stat C*, Michigan Stat University, USA). Testiranje statističke značajnosti vršeno je analizom varijanse (isti program). Merene parametre testiramo LSD testom za 5% i 1% prag statističke značajnosti. Statistička značajnost izražavana je i slovima i drugim simbolima. Korelativnim računom (pomenuti kompjuterski program) testirane su veze parametara preraspodele i akumulacije suve mase i rastjenja biljaka kukuruza, kao i parametara fluorescencije Chla i fotosinteze listova kukuruza (simboli * i ** odnose se na 5%, tj. 1% prag korelativne zavisnosti odnosno početka ogleđa).

Skraćenice korišćene u tekstu: PAR - fotosintetski aktivna radijacija; Chla - hlorofil a; Chl b - hlorofil b; C_{x+c} - ukupni karotenoidi; ETR - brzina transporta elektrona u fotosintezi



Grafikon 1. Akumulacija suve mase kontrolnih i tretiranih (10^{-2} M sulfosat) S i Sh biljaka kukuruza tokom osmodnevnog ogleđnog perioda. K/Sh, K/S, T/Sh, T/S: kontrolne i tretirane zasjenjene (Sh) i nezasjenjene (S) biljke. **Figure 1.** Accumulation of dry matter of control and treated (10^{-2} M sulfosate) S and Sh maize plants during 8th days trial period. K/Sh, K/S, T/Sh, T/S: Control and treated shaded (Sh) and unshaded (S) plants.

Tabela 1. Korelativni odnosi parametara akumulacije i preraspodele suve mase

Table 1. Correlative relationships between parameters of accumulation and allocation of dry-matter

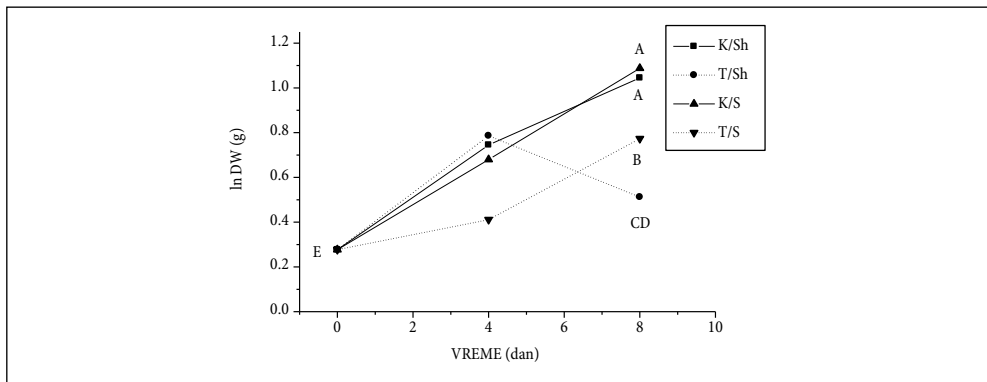
| | ln DW | RMR | SMR | LMR |
|-------|-------|--------|----------|----------|
| ln DW | | -0,108 | 0,071 | 0,030 |
| RMR | | | -0,417** | -0,333** |
| SMR | | | | -0,707** |
| LMR | | | | |

REZULTATI I DISKUSIJA

Kod obeju grupa (S i Sh) biljaka gajenih u kontrolisanim uslovima, nema statistički značajnih promena u preraspodeli suve mase, ali je nagomilavanje suve mase i rastenje (grafikon 1) kod kontrolnih ($RGR_{KS} = 96,00 \text{ mg g}^{-1}\text{d}^{-1}$; $RGR_{KSh} = 92,62 \text{ mg g}^{-1}\text{d}^{-1}$), odnosno tretiranih biljaka statistički značajno veće ($RGR_{TS} = 29,12 \text{ mg g}^{-1}\text{d}^{-1}$; $RGR_{TSh} = 62,00 \text{ mg g}^{-1}\text{d}^{-1}$).

Takođe nema statistički značajne veze između akumulacije i parametara preraspodele suve mase, dok između samih parametara preraspodele suve mase postoji visokoznačajna negativna korelacija (tabela 1). Izgleda da preraspodela suvih masa ne utiče na rastenje biljaka kukuruza (nezavisno od toga da li se radi o zasenjenim ili nezasenjenim, tj. tretiranim ili kontrolnim biljkama), ali da postoji „kompeticija” između biljnih organa u akumulaciji suve mase.

Kod S biljaka statistički značajna razlika između kontrolnih i tretiranih biljaka, zapaža se u slučaju $\Phi PS II$ i ETR parametara fotosinteze (grafikon 2), već četvrtog dana ogleda, ali u slučaju parametara qP i Fv/Fm ta razlika vidna je tek šestog dana (nije prikazano). Slična situacija je i kod Sh biljaka. Parametri fluorescencije Chla i fotosinteze međusobno su visokoznačajno korelisani (tabela 2).



Grafikon 2. Promene ETR parametra fotosinteze petog lista S i Sh kontrolnih i tretiranih (10^{-2} mol sulfosata) biljaka kukuruza tokom osmodnevnog ogleda. K/Sh, K/S, T/Sh, T/S: kontrolne i tretirane zasjenjene (Sh) i nezasejenjene (S) biljke.

Figure 2. Changes of ETR parameter of 5th leaf photosynthesis in control and treated (10^{-2} mol sulfosate) S and Sh maize plants during 8th day-long trial. K/Sh, K/S, T/Sh, T/S: Control and treated shaded (Sh) and unshaded (S) plants.

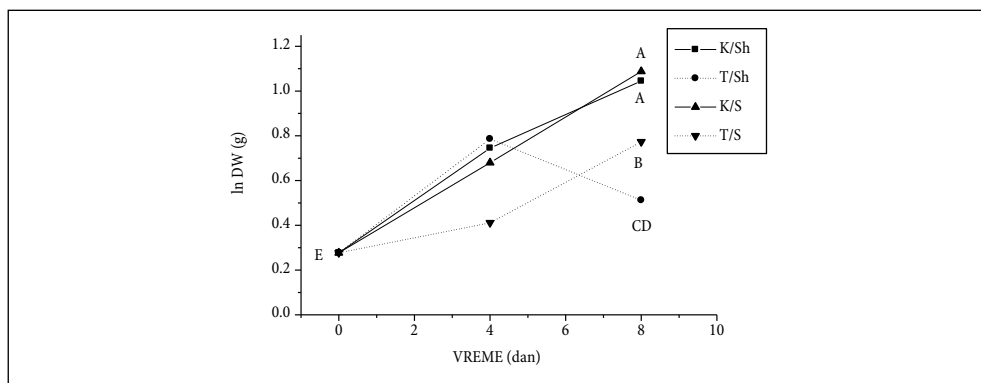
Tabela 2. Korelativni odnosi parametara fluorescencije Chla i fotosinteze Sh i S biljaka gajenih u kontrolisanim uslovima.

Table 2. Correlative relationships between parameters of Chla fluorescence and photosynthesis of Sh and S plants raised in controlled environment.

| | $\Phi PS II$ | qP | Fv/Fm | ETR |
|--------------|--------------|---------|---------|---------|
| $\Phi PS II$ | | 0,957** | 0,970** | 0,998** |
| qP | | | 0,944** | 0,956** |
| Fv/Fm | | | | 0,970** |
| ETR | | | | |

Kod biljaka gajenih u poljskim uslovima zasenčivanje ima svojih specifičnosti. Iako su biljke u početku gajene pri punoj dnevnoj svetlosti ($PAR_{max} > 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), posle dve nedelje gajenja u tim uslovima, prenete su u senku ($PAR_{max} < 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), tj. nastavile su rasteње u uslovima svetlosti intenziteta bliskog onom, pri kome se kukuruz gaji u kontrolisanim uslovima (vidi: Materijal i metode). Akumulacija suve mase i rasteње biljaka u ovom ogledu zasenjivanja ($RGR_K = 96,50 \text{ mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$; $RGR_T = 52,75 \text{ mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$) slična je onom kod zasenjenih biljaka ($RGR_{K_{Sh}} = 92,62 \text{ mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$; $RGR_{T_{Sh}} = 62,00 \text{ mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$) gajenih u kontrolisanim uslovima. Herbicid sulfosat značajno usporava akumulaciju suve mase i rasteње ovako zasenjenih biljaka kukuruza (grafikon 3), ali je rasteње ovih tretiranih biljaka još uvek znatno i uporedivo sa onim kod većine kontrolnih biljaka gajenih u „poljskim uslovima” (Poorter and Garnier, 1996; Poorter and Nagel, 2000; Poorter and Van der Verf, 1998). Šta bi moglo da bude uzrok tome?

Karakteristika preraspodele suve mase ovako zasenjenih biljaka jeste vrlo mala udeona masa korena i vrlo velika udeona masa listova (nije prikazano), pojava karakteristična za tzv. „biljke senke” (Björkman, 1981). Tretman herbicidom sulfosatom u potpunosti inhibira akumulaciju suve mase u korenu, značajno uvećava SMR i umanjuje LMR tretiranih, odnosno kontrolnih biljaka (nije prikazano). U skladu sa tim je potpuna inhibicija porasta zapremine korena tretiranih biljaka (odnosno kontrole), kao i značajno niža RWC listova tretiranih biljaka



Grafikon 3. Akumulacija suve mase kontrolnih i tretiranih (10^{-2} M sulfosat) biljaka kukuruza rokom 8-dnevnog oglednog perioda. K, T: kontrolne, tj. tretirane biljke.

Figure 3. Accumulation of dray matter of control and treated (10^{-2} M sulfosate) maize plants during 8th day long trial. K, T: control and treated plants.

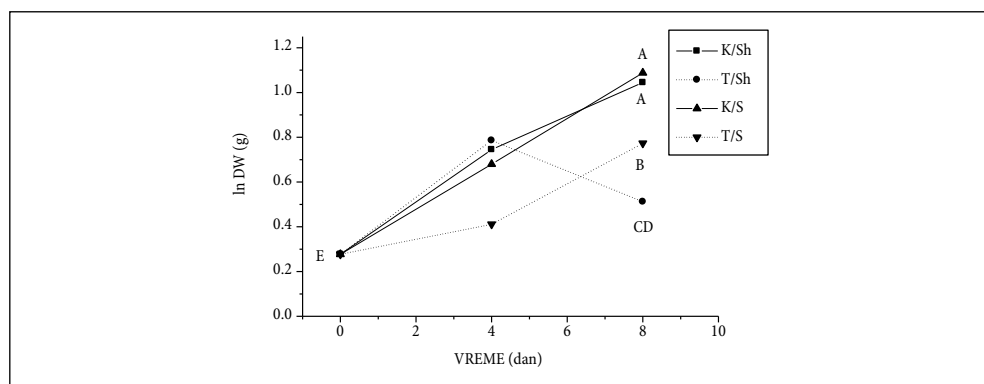
Tabela 3. Korelativni odnosi parametara akumulacije i preraspodele suve mase, kao i zapremine korena biljaka.
Table 3. Correlative relationships between parameters of accumulation and allocation of dry matter and also root volume of plants.

| | ln DW | RMR | SMR | LMR | Vr |
|-------|-------|---------|--------|----------|---------|
| ln DW | | 0,685** | -0,177 | -0,212 | 0,725** |
| RMR | | | -0,294 | -0,275 | 0,866** |
| SMR | | | | -0,791** | -0,366* |
| LMR | | | | | -0,111 |
| Vr | | | | | |

(odnosno kontrole) četvrtog dana ogleda (nije prikazano). Pošto je akumulacija suve mase visokoznačajno korelisana sa parametrima statusa korena (RMR, Vr), a i oni su međusobno visokoznačajno korelisani (tabela 3), to znači da status korena presudno utiče na rastenje ovih biljaka. Dodaćemo da je parametar SMR negativno značajno korelisana sa parametrima LMR i Vr (tabela 3).

Kako se ovaj poremećaj u preraspodeli suve mase, rastenju i vodnom režimu ovako zasjenjenih biljaka, uslovljen dejstvom herbicida sulfosata, odražava na građu fotosintetskog aparata i funkciju fotosinteze, tj. koliko je fotosinteza ovih biljaka osetljiva (posredno i/ili neposredno) na dejstvo ovog herbicida? Nalazimo da sadržaj Chla (grafikon 4), Chlb i ukupnog Chl (nije prikazano) raste kod kontrolnih biljaka tokom prvog dela ogleda, posle čega opada, a kod tretiranih biljaka sadržaj pomenutih pigmenata drastično je manji (odnosno kontrole) već 4-og dana (grafikon 4) i opada do kraja ogleda. Sadržaj x+c i odnos Chla/Chlb ne menjaju se značajno, sem kod tretiranih biljaka na kraju ogleda (nije prikazano).

Odnos Chla/x+c tretiranih biljaka značajno je niži odnosno kontrole, već 4-og dana ogleda. Sadržaj Chla (grafikon 4) visokoznačajno je korelisana sa sledećim parametrima: Chlb, Chla+b,



Grafikon 4. Promene sadržaja hlorofila a (Chla) petog lista kontrolnih i tretiranih (10^{-2} M sulfosata) biljaka kukuruza tokom osmodnevnog ogleda. K, T: kontrolne, tj. tretirane biljke.

Figure 4. Changes of Chla content in 5th leaf of control and treated (10^{-2} M sulfosate) maize plants during 8th day long trial. K, T: control and treated plants.

Tabela 4. Korelativni odnosi parametara sadržaja i odnosa fotosintetskih pigmenata petog lista kontrolnih i tretiranih (10^{-2} M sulfosata) biljaka kukuruza tokom osmodnevnog ogleda.

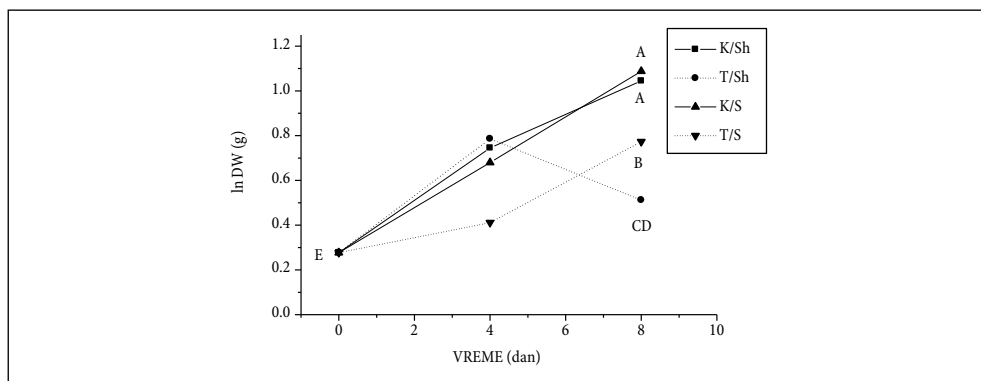
Table 4. Correlative relationships between parameters of content and ratios of photosynthetic pigments in 5th leaf of control and treated (10^{-2} M sulfosate) maize plants during 8th day long trial.

| | Chla | Chlb | Chla+b | Chla/Chlb | x+c | Chla/x+c |
|-----------|------|---------|---------|-----------|---------|----------|
| Chla | | 0,739** | 0,973** | 0,807** | 0,549* | 0,749** |
| Chlb | | | 0,875** | 0,249 | 0,064 | 0,980** |
| Chla+b | | | | 0,666** | 0,417 | 0,875** |
| Chla/Chlb | | | | | 0,794** | 0,285 |
| x+c | | | | | | -0,012 |
| Chla/x+c | | | | | | |

Chla/Chlb i Chla/x+c, a značajno sa: x+c (tabela 4). Sadržaj Chlb visokoznačajno je korelisan i sa: Chla+b i Chla/x+c, dok je ukupni Chl visokoznačajno korelisan i sa odnosima Chla/Chlb i Chla/x+c (tabela 4). Parametar Chla/Chlb visokoznačajno je korelisan i sa sadržajem ukupnih karotenoida (tabela 4).

Parametri fluorescencije Chla (F_v/F_m , F_v/F_0 , qP , F_v/F_m ; nije prikazano) i fotosinteze (ETR; grafikon 5) značajno su niži kod tretiranih biljaka (odnosno kontrole) četvrtog dana ogleda, a u slučaju parametra Φ PS II to zapažamo već drugog dana ovog ogleda (nije prikazano). Parametri F_v/F_m , F_v/F_0 , Φ PS II, qP , F_v/F_m i ETR u visokoznačajnoj su međusobnoj korelativnoj vezi, dok je parametar Φ PS II u značajnoj negativnoj korelaciji sa NPQ parametrom fotoprotekcije (tabela 5).

Kako bismo mogli objasniti ove razlike u reakciji biljaka raslih u kontrolisanim uslovima vs. biljaka raslih u poljskim uslovima, na manipulaciju statusom lisnog pokrova zasenjivanjem, kao i na tretman herbicidom sulfosatom. Ono što je ključno, pored različitog svetlosnog ambijenta u kome su biljke kukuruza rasle, jeste i dužina izloženosti listova zasenjivanju. Naime,



Grafikon 5. Promene ETR parametra fotosinteze petog lista kontrolnih i tretiranih (10^{-2} M sulfosat) biljaka kukuruza tokom osmodnevnog ogleda. K, T: kontrolne, tj. tretirane biljke.

Figure 5. Changes of ETR parameter of photosynthesis of 5th leaf of control and treated (10^{-2} M sulfosate) maize plants during 8th day long trial. K, T: control and treated plants.

Tabela 5. Korelativni odnosi parametara fluorescencije Chla i fotosinteze petog lista kontrolnih i tretiranih (10^{-2} M sulfosat) biljaka kukuruza tokom 8-dnevnog ogleda.

Table 5. Correlative relationships between parameters of Chla fluorescence and photosynthesis of 5th leaf of control and treated (10^{-2} M sulfosate) maize plants during 8th day long trial.

| | F_v/F_m | F_v/F_0 | Φ PS II | qP | F_v/F_m | ETR | NPQ |
|--------------|-----------|-----------|--------------|---------|-----------|---------|---------|
| F_v/F_m | | 0,959** | 0,767** | 0,870** | 0,887** | 0,860** | 0,040 |
| F_v/F_0 | | | 0,812** | 0,882** | 0,911** | 0,903** | -0,064 |
| Φ PS II | | | | 0,866** | 0,860** | 0,863** | -0,388* |
| qP | | | | | 0,936** | 0,968** | -0,323 |
| F_v/F_m | | | | | | 0,961** | -0,328 |
| ETR | | | | | | | 0,318 |
| NPQ | | | | | | | |

kod biljaka kukuruza raslih u kontrolisanim uslovima, manipulacija listova zasenjivanjem je neposredno prethodila početku oglada, tj. tretmanu herbicidom sulfosatom. Pored toga, kod tih biljaka bio je zasenjen deo listova (prva četiri) i to u potpunosti. Kod biljaka raslih u kontrolisanim uslovima, zasenjivanje je prethodilo čitave dve nedelje početku oglada, tj. tretmanu herbicidom sulfosatom, a i cele biljke su bile izložene zasenjivanju, u svetlosnom ambijentu, uporedivom ($PAR_{max} < 200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) sa uslovima u kojima su rasle biljke u fitotronsnoj prostoriji ($PAR_{max} = 300-400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Znači da dužina izloženosti procesu zasenjivanja utiče na reakciju biljke na tretman herbicidom sulfosatom (grafikoni 1-5). Mišljenja smo da je veća inhibicija fotosinteze, akumulacije suve mase i rastenja biljaka kukuruza usled tretmana sulfosatom kod nezasenjenih (S) odnosno zasenjenih (Sh) biljaka kukuruza, raslih u kontrolisanim uslovima, prevashodno uslovljena tzv. funkcionalno kompenzacionim procesima, ranije primećenim kod drugih vidova manipulacija „proizvođač-potrošač” odnosa u biljci (Geiger and Bestman, 1990; Poorter and Nagel, 2000). Kod biljaka gajenih u poljskim uslovima zasenjivanje dovodi do slične akumulacije suve mase i rastenja biljaka (grafikon 3), kao i kod zasenjenih biljaka gajenih u kontrolisanim uslovima (grafikon 1). Međutim, za razliku od biljaka gajenih u kontrolisanim uslovima, kod biljaka gajenih u polju, zasenjivanje vodi velikim promenama u preraspodeli suve mase, pri čemu posebno opada udeona suva masa korena. Ova situacija je još naglašenija pri tretmanu herbicidom sulfosatom. Slično važi i za zapreminu korena (V_r) i RWC parametar vodnog režima listova, pri čemu su svi ovi parametri u visokoznačajnoj korelativnoj zavisnosti (tabela 3). Na osnovu toga zaključujemo da kod zasenjenih biljaka, raslih u polju, po tretmanu herbicidom sulfosatom, posebno su inhibirane funkcije korena, što posledično dovodi i do inhibicije fotosintetskih struktura u funkcija (grafikoni 4 i 5).

ZAHVALNICA

Ovaj rad je podržan projektima tehnološkog razvoja br. TR 31037, 31043 i 31073 Ministarstva obrazovanja i nauke Republike Srbije. Herbicid *Touchdown*[®] dobijen je ljubaznošću g-dina Saše Marinkovića (*Syngenta* Srbija, Beograd).

LITERATURA

- Amrhein, N., Deus, B., Gehrke, P., Steinrücken, H.C.:** The Site of the Inhibition of the Shikimate Pathway by Glyphosate. II. Interference of glyphosate with chorismate formation *in vivo* and *in vitro*. *Plant Physiology*, 66, 830-834, 1980.
- Björkman, O.:** Responses to different quantum flux densities. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Ed.), *Encyclopedia of Plant Physiology, Physiological plant ecology* I. New series, 12A, Springer, Berlin, Germany, 57-107, 1981.
- De Groot, C.C., Marcelis, L.F.M., Van den Boogaard, R., Lambers, H.:** Inter-active effects of nitrogen and irradiance on growth and partitioning of dry-mass and nitrogen in young tomato plants. *Functional Plant Biology*, 11, 1319-1328, 2002.
- Farrar, J. and Gunn, S.:** Allocation: allometry, acclimation-and alchemy? In: Lambers, H., Poorter, H., Van Vuuren, M.M.I. (Ed.), *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys, Leiden, Holland, 183-198, 1998.

- Fondy, B.R. and Geiger, D.R.:** Effect of Rapid Changes in Sink-Source Ratio on Export and Distribution of Products of Photosynthesis in Leaves of *Beta vulgaris* L. and *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiology*, 66, 945-949, 1980.
- Geiger, D.R. and Bestman, H.D.:** Self-Limitation of Herbicide Mobility by Phytotoxic Action. *Weed Science*, 38, 324-329, 1990.
- Geiger, D.R. and Servaites, J.C.:** Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C3 plants. *Annual Revue of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 44, 235-256, 1994.
- Lambers, H., Poorter, H., Van Vuuren, M.M.I.:** Research on variation in plant growth-introduction. In: Lambers, H., Poorter, H., Van Vuuren, M.M.I. (Ed.), *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys, Leiden, Holland, 1-4, 1998.
- Lichtenthaler H.K.:** Vegetation Stress: an Introduction to the Stress Concept in Plants. *Journal of Plant Physiology*, 148: 4-14, 1996.
- Maxwell, K. and Johnson, G.:** Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 345, 659-668, 2000.
- Nešković, M., Konjević, R., Čulafić, Lj.:** Fiziologija biljaka. NNK Internacional, Beograd, Srbija i Crna Gora, 2003.
- Nikolić, B.:** Inhibicija fotosinteze i rasteња kukuruza (*Zea mays* L.) u uslovima stresa uzrokovanih herbicidom sulfosatom. Doktorska disertacija. Univerzitet u Kragujevcu, 2007.
- Nikolić, B., Drinić, G., Jovanović, V., Janjić, V., Stojaković, S.:** Different aspects of growth and photosynthesis inhibition by the phosphonate herbicide sulphosate in maize (*Zea mays* L.). 1. Root manipulation. *Acta herbologica*, 16, 1, 29-39, 2007.
- Nikolić, B., Drinić, G., Jovanović, V., Janjić, V., Marković, A.:** Different aspects of growth and photosynthesis inhibition by the phosphonate herbicide sulphosate in maize (*Zea mays* L.). 2. Leaf canopy manipulation. *Acta herbologica*, 16, 1, 41-49, 2007.
- Nikolić, B., Drinić, G., Jovanović, V., Janjić, V., Marković, A.:** Different aspects of growth and photosynthesis inhibition by the phosphonate herbicide sulphosate in maize (*Zea mays* L.). 3. Effect of plant age. *Acta herbologica*, 16, 1, 51-62, 2007.
- Nikolić, B., Milićević, Z., Đurović, Sanja, Drinić, G., Jovanović, V., Janjić, V.:** Različiti aspekti inhibicije rasteња i fotosinteze kukuruza (*Zea mays* L.) uzrokovanih fosfonatnim herbicidom sulfosatom. 4. Uticaj na biljke rasle u kontrolisanim uslovima. *Zaštita bilja*, 58, 259-262, 105-121, 2007.
- Nikolić, B., Milićević, Z., Đurović, Sanja, Drinić, G., Jovanović, V., Janjić, V.:** Različiti aspekti of inhibicije rasteња i fotosinteze kukuruza (*Zea mays* L.) uzrokovanih fosfonatnim herbicidom sulfosatom. 5. Manipulacija statusom korena biljaka raslih u kontrolisanim uslovima. *Acta herbologica*, 19, 2, 57-63, 2010.
- Poorter, H. and Garnier, E.:** Plant growth analysis: evaluation of experimental design and computational methods. *Journal of Experimental Botany*, 47, 1343-1351, 1996.
- Poorter, H. and Nagel, O.:** The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27, 595-607, 2000.
- Poorter, H. and Van der Verf, A.:** Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In: Lambers, H., Poorter, H., Van Vuuren, M.M.I. (Ed.), *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys, Leiden, Holland, 309-336, 1998.
- Servaites, J.C., Tucci, M.A. and Geiger, D.R.:** Glyphosate Effects on Carbon Assimilation, Ribulose Bisphosphate Carboxylase Activity, and Metabolite Levels in Sugar Beet Leaves. *Plant Physiology*, 85, 370-374, 1987.
- Shieh, W.-J., Geiger, D.R., Servaites, J.C.:** Effect of N-(Phosphonomethyl) glycine on Carbon Assimilation and Metabolism during a Simulated Natural Day. *Plant Physiology*, 97, 1109-1114, 1991.
- Setter, T.L. and Meller, V.H.:** Reserve Carbohydrate in Maize Stem. [¹⁴C] glucose and [¹⁴C] sucrose uptake characteristics. *Plant Physiology*, 75, 617-622, 1984.
- Wellburn, A.R.:** The Spectral Determination of Chlorophylls *a* and *b*, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. *Journal of Plant Physiology*, 144, 307-313, 1994.

Different Aspects of Inhibition of Growth and Photosynthesis by the Phosphonate herbicide Sulphosate in Maize (*Zea mays* L.).

6. Leaf Canopy Manipulation by Shading

SUMMARY

Leaf canopy manipulation by shading (irrelevant from the plants was treated with herbicide sulfosate or not) of maize plants raised in controlled environment, did not cause large changes in partitioning of dry-matter in plant. But inhibition of dry-matter and growth of maize plants caused by sulfosate treatment is bigger in unshaded (S) in relation to shaded (Sh) plants. Our opinion is that differences caused by functional-compensation processes, before viewed in other types of manipulation of source-sink relationship in plant. Inhibition of parameters of Chla fluorescence and photosynthesis, caused by herbicide sulfosate, beginning in 6th day of trial, but decay of maize leaf photosynthetic function is so rapidly. Meanwhile in control plants that parameters at the end of trial is larger in shaded (Sh) relative to unshaded (S) plants. We interpreted that result also as functional-compensation processes. In maize plants raised in the field conditions under full day-light and then transferred in the shade (were they acclimatized), we noticed large inhibitions of growth, accumulation of dry-matter and their allocation in root and leaves with considerable increase of stem dry-matter and also early decrease of value of RWC parameter of leaves water regime under treatment of herbicide sulfosate. Besides that treatment of sulfosate in shaded plants caused significant decrease of all parameters of photosynthesis and Chla fluorescence. That caused early degradation of Chla and Chl b photosynthetic pigments, and degradation of carotenoids only at the end of trial (according to unchanged values of NPQ parameter of leaf photoprotection) in shaded and sulfosate-treated maize plants. Conclusion is that antenna function of photosynthesis was not destroyed by sulfosate action. Accordingly that in shaded maize plants the main part of inhibitory and degradative processes caused by herbicide sulfosate to mediate by inhibition of functions and growth of root and also by inhibition of water regime of leaves. Shading of herbicide sulfosate treated maize plants, raised in controlled environment is largely different in comparison to shaded and sulfosate-treated maize plants raised in the field. We interpreted that differences with fact that shading of plants raised in controlled environment is not complete and it is more shorter than in field plants, and this result we interpreted as functional-compensation processes. But in field plants shading is so longer before treatment, and in this plants raised so called phenotype of "shade plants", particularly sensitive to inhibitory action of sulfosate. And as conclusion we stated that longevity and completeness of shading is very influential factor to inhibitory action of sulfosate on maize plants. That testify of importance of "source-sink" relationship in this particularly case.

Keywords: *Zea mays* L., sulphosate, shading, dry weight distribution, Chla, fluorescence, carotenoids

Primljen: 21.11.2011.

Odobren: 23.12.2011.