

UDK

FIZIOLOŠKA OSNOVA PRINOSA JEČMA U OPTIMALNIM USLOVIMA I USLOVIMA SUŠE

PRŽULJ, N., MOMČILOVIĆ, VOJISLAVA, PETROVIĆ, N¹.

IZVOD: Prinos ječma je najčešće niži od njegovog proizvodnog potencijala zbog delovanja niza nepovoljnih biotičkih i abiotičkih činilaca, čije se negativno delovanje naziva stres. Deficit vode je najčešći uzrok smanjenja prinosa. Stres se prvenstveno manifestuje u smanjenju apsorbovane sunčeve energije tokom vegetacije i efikasnosti njene konverzije, što dovodi do smanjenja raspoloživih asimilata i formiranja ukupne biomase i prinosa zrna. Raspoloživi asimilati imaju ključnu ulogu u formiranju sve tri komponente prinosa; broja klasova po jedinici površine, broja zrna po klasu i mase zrna. Stvaranje genotipova tolerantnih na stres i primena odgovarajuće tehnologije proizvodnje predstavlja osnovne načine suprotstavljanja stresu. U radu je dat prikaz fiziološke osnove procesa koji određuju prinos ječma i uticaj činilaca stresa, posebno deficita vode, na biološki i ekonomski prinos ječma.

Ključne reči: ječam (*Hordeum vulgare* L.), suša, otpornost, fotosinteza, prinos, adaptabilnost

Potencijal za prinos se definiše kao prinos sorte ostvaren u uslovima prema kojima je genotip adaptiran, gde voda i hranljive materije ne predstavljaju ograničavajući činilac i gde su štetočine, bolesti, korovi, poleganje i ostali faktori stresa efikasno kontrolisani (Evans, 1989). Kako je prinos određen, koje su morfološke i fiziološke osobine uključene i koje njihove kombinacije ostvaruju maksimalnu ekspresiju u realizaciji prinosa, kakva je genetička varijabilnost potencijala za prinos i vrijabilnost osobina koje se odnose na prinos, kako se najuspešnije, najranije i najjeftinije mogu odabrati genotipovi visokog potencijala za prinos su samo neka od pitanja koja treba prodiskutovati u razmatranju uslova realizacije genotipa. Kod žita je važno poznavati odnose između fizioloških procesa koji utiču na formiranje njihove ekonomske komponente, tj zrna.

Zbog delovanja faktora stresa prosečan prinos njihovih useva je znatno ispod njihovog genetičkog potencijala. Tehnologija proizvodnje i oplemenjivanje biljaka mogu ublažiti

nepovoljan uticaj faktora stresa, za šta je neophodno poznavati fiziološku osnovu prinosa i reakcije na stres.

U ovom radu daće se kratak prikaz fiziološke osnove procesa koji određuju prinos ječma i uticaj faktora stresa na te procese i prinos.

Fiziološki faktori koji određuju prinos

Fotosintetska transformacija solarne energije u žetvene delove biljke može se svrstati u tri procesa (Hay, 1999):

- 1) prihvatanje solarne energije fotosintetskom površinom,
- 2) pretvaranje usvojene solarne energije u hemijsku energiju, u formi akumulirane organske materije biljke,
- 3) raspodela formirane organske materije između žetvenih i nežetvenih delova biljke.

Genotipovi visokog potencijala za prinos moraju imati efikasne i izbalansirane navedene procese. Prinos žetvenog dela (kod ječma zrno) useva za određeni period može biti predstavljen sledećom relacijom:

Pregledni rad (Review paper)

¹ Prof. dr NOVO PRŽULJ, naučni savetnik, Naučni institut za ratarstvo i povrtarstvo Novi Sad, VOJISLAVA MOMČILOVIĆ, dipl. biolog, Naučni institut za ratarstvo i povrtarstvo Novi Sad, Prof. dr NOVICA PETROVIĆ, Poljoprivredni fakultet, Novi Sad

$$PZ = RAD \%RI REU HI \quad (1)$$

Gde je:

PZ - prinos zrna

RAD - ukupna količina raspoložive solarne energije koja dospe do useva u određenom periodu

%RI - deo RAD absorbovan sklopom useva tokom ciklusa useva

RUE - efikasnost iskorišćavanja energije-fotosintetska efikasnost useva izražena kroz ukupnu organsku materiju po jedinici usvojene fotosintetski aktivne energije (PAR)

HI - žetveni indeks, tj. odnos prinosa zrna i ukupne nadzemne mase.

Ukupna nadzemna biomasa, RAD %RI REU, u fiziološkom smislu predstavlja rezultat fotosinteze useva. Na osnovu toga, opšte prihvaćeno je da je ukupna fotosintetska površina tokoma porasta useva u pozitivnoj korelaciji sa prinosom zrna (Zelitch, 1982). Ako se RAD predstavi kao prosečna energija na površini useva po danu, a ne kao ukupan iznos, mora biti uključena i još jedna nezavisna komponenta- trajanje zelene površine (green area duration-GAD).

Iako je funkcija primenjene agrotehnike, kao što je npr. datum setve, i/ili strategije oplemenjivanja u modifikovanju životnog ciklusa biljke, RAD je ipak izvan kontrole agrotehničara i oplemenjivača (Hay, 1999). Na osnovu toga genetički i ekološki faktori određuju prinos preko %RU i RUE. Jedna od mogućnosti povećanja %RU preko sklopa, tokom porasta useva, može se postići bržim vegetativnim razvojem i formiranjem veće aktivne fotosintetičke površine. Druga mogućnost je povećanjem RUE, što se može postići poboljšanjem raspodele PAR između različitih listova pomoću modifikovanja arhitekture sklopa ili promenom asimilacionih i deasimilacionih osobina listova.

Stres usled nedostatka vode je osnovni ekološki činilac koji ograničava prinos. Passioura (1996) određuje prinos zrna u uslovima nedostatka vode na osnovu sledeće jednakosti:

$$PZ = W WUE HI \quad (2)$$

Gde je:

PZ- prinos zrna

W- transpiracija vode preko useva

WUE- efikasnost iskorišćenja vode, tj. sintetisana biomasa po jedinici odate vode

Povećanje koncentracije CO₂ u vazduhu sa 270 ppm, koliko je bilo pre 250 godina pre

industrijske revolucije, na sadašnji nivo od 370 ppm, je najverovatnije imalo za posledicu povećanje neto asimilacije i efikasnosti iskorišćavanja vode, čime se objašnjava povećanje prinosa za 50% u današnjim uslovima proizvodnje (Araus and Buxó, 1993). U narednom periodu očekuje se značajno povećanje koncentracije atmosferskog CO₂, što će imati pozitivan efekat na prinos. U proučavanjima koja su obavljena u Nemačkoj utvrđeno je da se prinos ječma povećava za 0,35% sa povećanjem koncentracije CO₂ u vazduhu od 1 ppm, dok je povećanje kod pšenice niže za 25% u odnosu na ječam (Manderscheid and Weigel, 1995). U nepovoljnim proizvodnim uslovima ili pri primeni neodgovarajuće agrotehnike, posebno pri nedostatku azota, efekat povećane koncentracije CO₂ može biti veoma nizak ili jednak nuli. Tako npr. u Norveškoj, u uslovima hladne primorske klime, povećana koncentracija CO₂ nema pozitivan efekat na prinos, čak ni u uslovima kada je povećana biomasa (Saebo and Mortensen, 1996). Sa druge strane u ovakvim uslovima dolazi do smanjenja sadržaja proteina u zrnu.

Potencijal za prinos i adaptabilnost na stres

Usled delovanja stresa, bilo kratkotrajnog ili dugotrajnog, prinos zrna ječma je obično znatno niži od potencijala gajenog genotipa. Biljka se može suprotstaviti stresu izbegavanjem uslova stresa ili pomoću otpornosti prema stresu (Larcher, 1995). Otpornost prema stresu uključuje i izbegavanje i tolerantnost. Međutim, svaka otpornost prema stresu ograničava potencijal za prinos. Ova činjenica utiče na određivanje strategije oplemenjivanja u cilju povećanja prinosa i njegove stabilnosti u stresnim regionima. Kod testiranja ječma u visoko povoljnim uslovima za rast i razvoj ne mogu se odabrati genotipovi za nepovoljne uslove proizvodnje. Zbog toga, nove linije treba testirati u uslovima koji su približni onima pod kojima će se obavljati proizvodnja. Većina autora ističe da su potencijal za prinos i tolerantnost prema stresu međusobno isključivi. Ovo potvrđuje mišljenje da se produktivnost najefikasnije može povećati upotrebom lokalne adaptirane germplazme i selekcijom u ekološkim uslovima gde će se sorta gajiti.

Uopšte, prinos novih sorti ječma, kada se gaje primenom moderne agrotehnike, je veći i

stabilniji, ili u najmanju ruku one nisu manje stabilne od sorti koje su gajene početkom dvadesetog veka (Slafer and Kernich, 1996). U semiaridnim uslovima koji vladaju u područjima južne Evrope broj klasova po jedinici površine je najnestabilnija komponenta prinosa. Novije sorte imaju veću plastičnost i intenzitet porasta tokom vegetativnog perioda, kada se formira broj zrna po biljci. Pored toga one izbegavaju stres izazvan nedostatkom vode u drugoj polovini nalivanja zrna, te se nalivanje zrna kod njih odvija u povoljnijim uslovima nego kod starijih, kasnozrelih sorti. I na kraju, novije sorte formiraju manju lisnu površinu ali imaju duže trajanje lisne površine i sposobnost prihvatanja više energije po jedinici površine.

U uslovima proizvodnje gde je biljci tokom vegetacije na raspolaganju neophodna količina vode, progres u povećanju prinosa novih sorti u poslednjih 80 godina postignut je ne samo povećanjem broja klasova po jedinici površine nego i povećanjem krupnoće zrna. U budućem radu na povećanju prinosa čini se da više uspeha obećava porast ukupne biomase nego samo povećanje žetvenog indeksa.

Uticao stresa na prinos

Ako se posmatraju fiziološki procesi koji određuju prinos, efekat stresa se manifestuje pre svega na ukupnu količinu svetlosne energije apsorbovane tokom životnog ciklusa i na fotosintetsku efikasnost konverzije te energije. Ove dve komponente određuju ukupnu biomasu koju formira usev. Treća komponenta jednakosti (1), tj. žetveni indeks, zavisi od količine raspoloživih asimilata (koje određuju prve dve komponente jednakosti) za formiranje akceptora asimilata i njihovo naliivanje. Stres manje utiče na vrednost žetvenog indeksa nego na ukupnu biomasu koju formira usev. Količina apsorbovane energije je komponenta koja u najvećoj meri određuje nadzemnu biomasu i koja je pod najjačim uticajem većine činilaca koji uslovljavaju stres. Količina apsorbovane energije može biti smanjena usled manje fotosintetske površine i/ili umanjeno trajanja zelene lisne površine.

Količina ukupne svetlosti koja dospe na površinu useva zavisi od osobina fotosintetske površine tokom ciklusa useva, odnosno od njene veličine i dužine trajanja. Povećanje površine lista zavisi od ćelijskog turgora, na

koga utiču raspoloživa hranljiva materija i voda (Fricke et al., 1997). Povećanje ćelija lista kod ječma zavisi u velikom stepenu od vode i rastvorljivih hranljivih materija. Smanjenje porasta lista ječma usled nedostatka vode nije posledica smanjenja potencijalnog osmotskog gradijenta između povećanja ćelija lista i izvora spoljašnje vode u apoplastu (Lu and Neumann, 1998). Inhibicija porasta lista je u vezi sa značajnim smanjenjem plastičnosti, elastičnosti i propustljivosti ćelija lista. Smanjenje intenziteta rasta lista kod ječma u uslovima suvog zemljišta je praćeno povećanjem pH ćelijskog soka u ksilemu. Razvoj fotosintetske površine ograničava sintezu hlorofila. Sintaza hlorofila je kontrolisana sa dva oksidoredukciona enzima čija aktivnost zavisi od svetlosti. Stres smanjuje trajanje fotosintetske površine. Fotooksidativna oštećenja dovode do ranijeg odumiranja listova, odnosno skraćivanja trajanja fotosintetske površine i smanjenja usvojene energije (Krasnovsky, 1993).

Efikasnost korišćenja energije zavisi od sklopa useva. Kod međurednog razmaka ječma od 20 cm znatno je veće iskorišćenje energije i veći prinos po biljci nego kod manjeg i većeg razmaka (Gontia et al., 1994). Ako se prihvate jednakosti 1 i 2, optimalan prinos se najlakše može postići kroz fenološko usklađivanje. Istovremena selekcija genotipova koji su ranozreli, a imaju relativno dug period do klasanja se preporučuje u stvaranju ranozrelih visokoprinosnih sorti adaptiranih za severne uslove proizvodnje (Dofing, 1995). Suprotno tome, u uslovima koje karakteriše suša tokom perioda nalivanja zrna izbor treba usmeriti na genotipove koji ranije klasaju (Cattiveli et al., 1994; Araus et al., 2001; Pržulj and Momčilović, 2001a; 2003). To je za sada najuspešniji metod u selekciji genotipova za ovo područje. Međutim, sorte duge vegetacije, kod ranije setve i u uslovima kada nema oštećenja od mraza, ostvaruju veći prinos u odnosu na sorte kraće vegetacije (Pržulj and Momčilović, 2001a).

Efikasnost iskorišćavanja energije

Smanjenje efikasnosti iskorišćavanja svetlosne energije je od manjeg značaja u odnosu na smanjenje apsorpcije ukupne energije kao faktora koji ograničava prinos u uslovima stresa. Kod ječma i drugih biljaka koje imaju monokarpno seme efikasnost iskorišćavanja energije može biti presudna za

prinos (Jamieson et al., 1995). Da li npr. suša utiče na primanje svetlosti ili na efikasnost njenog iskorišćavanja zavisi od momenta pojave stresa u određenoj fazi razvića. Tako je stres kod ječma usled nedostatka vode u našim ekološkim uslovima umeren tokom ranijih faza razvoja, dok do jakog stresa dolazi posle maksimalnog osvetljenja u periodu zaustavljanja porasta zelene površine. U ovom slučaju stres usled nedostatka vode ima mali efekat na prihvatanje svetlosti, ali veliki na efikasnost iskorišćavanja energije (Fukai, 1995a). Smanjenje dužine trajanja zelene površine tokom perida nalivanja zrna takođe može smanjiti prinos. Kada se suša desi nakon nicanja, smanjen porast useva prvenstveno redukuje efikasnost iskorišćavanja energije. U ovom slučaju efikasnost iskorišćavanja energije je smanjena i nakon prestanka stresa, bez obzira što ovo izgleda kontradiktorno široko prhačenoj činjenici da porast listova jako zavisi od dostupne vode. Ako se nedostatak vode desi u periodu cvetanja, primarna posledica redukcije povećanja biomase je smanjenje usvojene energije do koje dolazi sa intenzivnijim odumiranjem listova.

Bilo koje povećanje prinosa usled efikasnijeg iskorišćavanja radijacije može biti postignuto istovremenim povećanjem kapaciteta fotoasimilacije i kapaciteta akceptora asimilata. U svrhu toga treba povećati obezbeđenost asimilatovima tokom razvića klasa i na taj način povećanjem kapaciteta akceptora asimilata povećati asimilaciju tokom nalivanja zrna (Richards, 1996).

Žetveni indeks

Žetveni indeks novih sorti ječma se kreće od 0,4 do 0,6 (Pržulj, 2001). Tokom dvadesetog veka žetveni indeks ječma se progresivno povećavao, i to više u zemljama sa povoljnim uslovima za proizvodnju (Nemačka, Engleska) nego u zemljama sa nepovoljnijim uslovima (Australija, Kanada, Španija). Kao i kod pšenice, poboljšanje žetvenog indeksa kod ječma je posledica povećanja sklopa, odnosno broja požnjevenih zrna, uz zadržavanje postojeće krupnoće zrna. Visoka heritabilnost žetvenog indeksa se zasniva na njegovoj slaboj reakciji, odnosno stabilnosti u odnosu na variranje ekoloških faktora (obezbeđenost hranivima, sklop, primena regulatora rasta itd.), ali u odsustvu stresa. Iako neki autori pretpostavljaju da je žetveni indeks dostigao svoju gornju granicu,

ili se nalazi vrlo blizu nje, buduće povećanje prinosa zrna treba ostvariti ne samo preko povećanja ukupne biomase nego i uz dalje povećanje žetvenog indeksa. Ovaj koncept izgleda prihvatljiv u povoljnim uslovima proizvodnje za ječma, kao što su u Zapadnoj Evropi, gde sorta i agrotehnika uz ostvarivanje veće biomase ostvaruju istovremeno i veći prinos zrna (Naylor et al., 1998). Proizvođači ne mogu lako menjati žetveni indeks, ali mogu lako menjati tehnologiju proizvodnje u cilju povećanja biomase. I što je posebno važno uniformnije bokorenje, odnosno uniformniji klasovi primarnih i sekundarnih bokora dovode do povećanja biomase i prinosa po bokoru.

Odnos između izvora i akceptora asimilata

Iako se u literaturi o tome vrlo malo govori, kod izuzetno krupnih i rodnih klasova stabljika predstavlja mehaničko ograničenje daljeg povećanja prinosa. Međutim, većina autora navodi da klas, kao akceptor asimilata, predstavlja glavni faktor koji onemogućava povećanje žetvenog indeksa pod povoljnim uslovima proizvodnje (Hay, 1995). U semi-aridnim uslovima i izvor i akceptor asimilata ograničavaju dalje povećanje prinosa (Volta et al., 1998).

Kod šestoredog ječma središnji klasići obično imaju zrna veće mase nego bočni. Do toga dolazi jer središnji klasići imaju veći intenzitet nalivanja zrna. U semi-aridnim uslovima, gde izvor asimilata predstavlja ograničavajući faktor većeg prinosa, nedostatak izvora asimilata se jače ispoljava kod bočnih nego središnjih klasića. U nepovoljnim uslovima nedostatak akceptora asimilata, tj. broja zrna dovodi do povećanja mase zrna središnjih i bočnih klasića stimulisanjem intenziteta nalivanja zrna i produženjem perioda nalivanja zrna (Volta et al., 1998). Položaj zrna u klasu utiče i na koncentraciju azota u zrnu, ali u manjoj mери nega na masu zrna (Ellis and Marshall, 1998).

Broj zrna u odnosu na masu zrna

Opšte je prihvaćeno da se prinos zrna ječma nalazi u jačoj pozitivnoj korelaciji sa brojem zrna nego sa krupnoćom zrna, kao i da je masa zrna najstabilnija komponenta prinosa (Gallagher et al., 1975). Međutim, ovo nije uvek slučaj u semi-aridnim područjima, gde se

suša javlja u periodu nalivanja zrna. To je zbog toga što izvor asimilata koji stoji na raspolaganju u vreme cvetanja ima glavnu ulogu u formiranju konačnog broja zrna i njihove veličine. Tako npr. izogene linije ječma bez osja imaju veći broj zrna po klasu u odnosu na linije sa osjem. Sa druge strane, linije sa osjem imaju krupnije zrno u odnosu na linije bez osja, što je posledica veće fotosinteze i manjeg broja zrna (Bort et al., 1994).

Suša, visoke temperature, kao i bilo koji drugi faktor ili tretman koji može redukovati intenzitet i dužinu nalivanja zrna dovode do smanjenja mase individualnih zrna (Bulman and Smith, 1993). Dužina klasa, broj klasića/zrna po klasu i masa zrna su osobine koje su najtolerantnije na slana zemljišta, dok veličina zrna, prinos i prinos zrna po klasu najjače reaguju na ovu vrstu stresa (Royo and Aragüés, 1995).

Sorte dobijene selekcijom u umerenim klimatskim uslovima imaju manji intenzitet nalivanja zrna u odnosu na sorte dobijene u subarktičkim i semiaridnim uslovima. Intenzivnije nalivanje zrna u subarktičkom regionu je povezano sa masom zrna, ali ne i sa dužinom nalivanja zrna i prinosom. U ovom području sorte ječma treba da imaju što duži vegetativni period i kratak period nalivanja zrna. U semiaridnim područjima sorte treba da imaju kraći vegetativni period, odnosno da klasaju ranije i da nalivanje zrna traje duže (Dofing, 1995; Pržulj and Momčilović, 2002).

Odnosa između suve materije i sadržaja azota zrna u postizanju boljeg kvaliteta

Prinos zrna i masa pojedinačnih zrna nalaze se u jakoj negativnoj korelaciji sa sadržajem proteina u zrnu (Simmonds, 1996). Ovaj odnos može biti iskorišten u proizvodnji ječma određenog kvaliteta. Abiotički i biotički činioci mogu da smanje masu zrna preko smanjenja intenziteta nalivanja i dužine trajanja nalivanja zrna (Voltas et al., 1998; Pržulj, 2001). Tako npr. visoke temperature smanjuju pojedinačnu masu zrna na taj način što smanjuju broj a ne i veličinu skrobnih zrna, dok istovremeno dolazi do povećanja sadržaja azota (Savin et al., 1996). U svim proizvodnim područjima suša dovodi do smanjenja mase zrna (Jamieson et al., 1995).

Od svih osobina koje određuju kvalitet zrna, sadržaj azota u zrnu je pod najvećim uticajem raspoloživih azotnih đubriva (Malešević i Starčević, 1992). Sadržaj azota u

biljci u vreme cvetanja je pouzdan pokazatelj sadržaja proteina u zrnu u vreme žetve (Pržulj and Momčilović 2001a). Ova osobina se nalazi u pozitivnoj korelaciji sa veličinom embriona i volumenom zrna, a u negativnoj korelaciji sa sadržajem nestrukturalnih ugljenih hidrata u fazi klasanja (Garca del Moral et al., 1998). Doprinos posle cvetanja usvojenog azota sadržaju azota u zrnu se nalazi u negativnoj korelaciji sa koncentracijom azota u zrnu. Ovo ukazuje da kasnije usvojen azot ne smanjuje uvek kvalitet, pošto je transport azota i ugljenika tokom nalivanja zrna u prilično stabilnom smeru (De Ruiter and Brooking, 1996).

Oplemenjivanje na fenološki razvoj biljaka

Period intenzivnog porasta klasa, koji se odvija kada je definisan konačan broj zrna, traje samo nekoliko nedelja, i ključan je u određivanju prinosa ječma. U ovoj fazi dolazi do formiranja žetvenog indeksa i intenziteta nalivanja zrna. Značaj trajanja perioda intenzivnog porasta klasa testiran je korišćenjem fotoperioda kratkog dana i utvrđena je značajna korelacija između dužine trajanja ove faze i broja fertilnih klasića u klasu ječma. To znači da se potencijal za prinos ječma može povećati produženjem ove faze, što dovodi do formiranja zrna veće mase (Reynolds and Pfeiffer, 2000).

Nadzerna biomasa je najčešće značajno veća kod ranije setve i kod duže vegetacije. Međutim, to istovremeno i ne znači da je translokacija organske materije u zrno veća kod takvih useva i da je veći i prinos zrna. Veća konkurencija za asimilate između klasa i stabljike može biti presudan faktor u određivanju prinosa kod ranijih rokova setve. Iako se broj listova i broj klasića nalaze u pozitivnoj korelaciji, odnos između njih se smanjuje sa povećanjem dužine vegetativnog perioda, što znači da je svaki naredni list u negativnoj regresiji sa brojem klasića (Kernich et al., 1995). Skraćenje stabljike je jedan od mogućih načina smanjenja konkurencije klasa i stabljike u odnosu na asimilate. Međutim, ranija setva obezbeđuje veću količinu vode kao i povoljniju raspodelu dostupne vode biljci tokom njenog rasta i razvoja, te je neophodno pronaći optimalni rok setve u odnosu na zahteve prema vodi i formiranju ove komponente prinosa.

Efikasnost iskorišćenja vode

Efikasnost iskorišćavanja vode može se definisati kao količina proizvedene biomase po jedinici evapotranspiracije (Smith et al., 1999). Na osnovu toga efikasnost iskorišćavanja vode zavisi od efikasnosti transpiracije i evaporacije zemljišta. Pošto efikasnost transpiracije zavisi i od efikasnosti iskorišćavanja svetlosne energije, evaporacija zemljišta zavisi od gustine sklopa useva. Sporiji razvoj sklopa dovodi do veće evaporacije sa površine zemljišta, a time slabije efikasnosti korišćenja vode (Fukai, 1995a). U semiaridnim uslovima efikasnost iskorišćavanja vode je obično veća kod ranozrelijih sorti (Fukai 1995b). Ovo je u najvećoj meri posledica razlike u efikasnosti transpiracije (količina proizvedene biomase po jedinici odate vode putem transpiracije).

Efikasnost transpiracije se može oceniti preko analize sadržaja izotopa ugljenika u biljnom materijalu i njegove diskriminacione vrednosti (Craufurd et al., 1991; Acevedo, 1993). Tako je diskriminacija izotopa ugljenika u negativnoj korelaciji sa efikasnošću transpiracije. Genotipovi ječma sa niskom diskriminacionom vrednosti su produktivniji pri nedostatku vode u veštačkim uslovima gajenja. Međutim, u poljskim uslovima, posebno u lošoj sredini, postoji pozitivna korelacija između diskriminacione vrednosti i prinosa. Osnova ovog pozitivnog odnosa se može objasniti takođe pozitivnom korelacijom između diskriminacione vrednosti i ukupne vode dostupne usevu. Ovo može pomoći pri tumačenju pozitivne korelacije između diskriminacione vrednosti i prinosa u poljskim uslovima, mada se na osnovu određenih teoretskih objašnjenja može očekivati čak i negativna korelacija.

Efikasnost iskorišćavanja vode od starne biljaka se jako povećala tokom zadnja dva veka, kada je došlo do povećanja atmosferskog CO₂. Međutim, u osnovi ovog povećanja nisu genetičke promene biljke. Nove sorte pokazuju konstantno veću diskriminacionu vrednost nego stare sorte, za što je odgovorna veća provodljivost stoma kod novih genotipova.

Početni vigor i intenzitet razvoja biljaka

Ukoliko padavine prevazilaze zahteve biljke nadzemna vegetativna masa i prinos zrna su veći kod ječma nego u bilo koje druge vrste strnih žita (López-Castaeda and Richards, 1994). Ječam takođe ima brži razvoj

listova i veću akumulaciju biomase nego ostala žita. Većina naučnika je saglasna da je veći prinos ječma u ovakvim uslovima rezultat bržeg razvoja listova i ranijeg cvetanja. Na ovaj način obezbeđuje se smanjenje gubitaka vode iz zemljišta i završetak porasta pre naglog porasta temperatura i smanjenja parcijalnog pritiska pare u vazduhu.

U odnosu na pšenicu ječam ima veći rani vigor za oko 40% za nadzemnu biomasu i dva puta veći za lisnu površinu do faze dva lista (López-Castaeda et al., 1995). Neto asimilacije je 25% veća kod pšenice nego kod ječma, dok je indeks lisne površine (LAR) ječma veći za 23% nego kod pšenice. Ekološki faktori između klijanja i pojave drugog lista na glavnom stablu imaju veći uticaj na rani vigor kod ječma nego kod pšenice.

Veličina embriona je najvažniji pojedinačni faktor koji dovodi do većeg vigora ječma u odnosu na pšenicu. Brže nicanje kod ječma takođe doprinosi jačem vigoru ove biljne vrste. Utvrđeno je da je odnos lisne površine i suve mase u pozitivnoj korelaciji sa početnim vigorom (Bort et al., 1998). Širina prvog lista ječma je indirektan pokazatelj ranog vigora, koji uključuje u sebe veličinu embriona i odnos lisne površine i suve materije, te širina prvog lista može biti upotrebljena u programu oplemenjivanja na vigor (López-Castaeda et al., 1995).

Odnos između ranog vigora i prinosa zrna nije opšta zakonitost, posebno kad se poređenje izvodi za jednu vrstu žita i u poljskim uslovima (Bort et al., 1998). Nedostatak efekta ranog vigora na prinos se može posmatrati sa nekoliko aspekata. U ranoj fazi razvoja useva može postojati različita osetljivost prema niskim temperaturama, gde veću osetljivost ispoljavaju razvijeniji genotipovi. Kompeticija između biljaka posle faze nicanja takođe može biti uzrok nedostatka pozitivnog odnosa. U tipičnim semiaridnim uslovima gde brži razvoj lisne površine može dovesti do bržeg iskorišćavanja vode iz zemljišta jači rani vigor može imati negativan uticaj na prinos. Uopšte, intenzivan porast u ranijim fazama predstavlja pozitivnu osobinu kada se kombinuje sa ranim cvetanjem, čime se može poboljšati efikasnost iskorišćavanja vode.

Otpornost biljaka na stres

Adaptacija i aklimatizacija biljaka prema većem broju potencijalnih faktora stresa

obuhvata više nivoa reakcije, od molekularnog do populacionog ili od sklopa do fiziološkog nivoa. Ove reakcije se mogu svrstati u dve grupe: (1) uobičajeni mehanizmi, bez obzira na tip prisutnog stresa i (2) specifični mehanizmi na određeni stres. Primer za drugu vrstu reakcije ječma je otpornost prema niskim temperaturama. Otpornost prema niskim temperaturama se nalazi u jakoj korelaciji sa nivoom iRNK različitih gena kod biljaka koje se gaje u različitim temperaturnim uslovima. Međutim, ova korelacija se ne može primeniti na biljke koje se nalaze u uslovima stresa izazvanog sušom ili nedostatkom hranljivih materija (Pearce et al., 1996).

U okviru morfoloških i strukturnih adaptacija koje obezbeđuju bolju zaštitu od stresa izazvanog nedostatkom vode značajno je prisustvo osja i voštane prevlake. Prisustvo osja kod ječma povećava efikasnost transpiracije (Bort et al., 1994). Uloga voštane prevlake na prinos i efikasnost transpiracije je proučavana korišćenjem izogenih linija dvoredog ječma. Na osnovu toga, prinos zrna, ukupna biomasa slame i diskriminacija izotopa ugljenika su bili veći kod linija sa voštanom prevlakom nego u linija bez prevlake, kako u uslovima navodnjavanja tako i u uslovima bez navodnjavanja. Veće vrednosti diskriminacije izotopa ugljenika kod linija sa voštanom prevlakom pokazuju da ovi genotipovi imaju nižu efikasnost transpiracije nego genotipovi bez voštane prevlake.

Stres može smanjiti iskorišćenost raspoložive svetlosti za fotosintezu. Pod ovim fotoinhibitornim uslovima višak svetlosne energije može izazvati razvoj fotooksidativnih procesa. Fotooksidativno oštećenje je normalna reakcija mnogih stresova. Kada se pod delovanjem svetlosti stvara singlet molekul kiseonika (1O_2) dolazi do oštećenja membrana hloroplasta i preranog odumiranja fotosintetskih organa (Krasnovsky, 1993). Fotoindukovano povećanje količine aktivnog kiseonika, dobijenog redukcijom O_2 u fotosistemu I dovodi do degradacije ribulozo-1,5-bifosfat karboksilaze/oksigenaze, poznatije pod imenom rubisko (Desimone et al., 1996). Aktivni kiseonik modifikuje rubisko i on postaje podloga za stromalne proteaze (Desimone et al., 1998).

Fotosistem II je najosetljiviji prema fotoinhibitornom smanjenju, koje je povezano sa brojnim stresovima. Kod ječma fotosistem I može biti oštećen radijacijom tokom slabog

osvetljenja na temperaturama mržnjenja (Tjus et al., 1998). Fotoinhibicija fotosistema I na niskim temperaturama je važan fenomen kod biljaka tolerantnih na niske temperature. U poređenju sa fotosistemom II, kod fotosistema I transport elektrona nije sprečen visokim temperaturama kod ječma (Stefanov et al., 1996). Visoke temperature dovode do gubitka aktivnosti fotosistema II, dok je smanjenje aktivnosti fotosistema I uglavnom posledica inaktivacije ili gubitka komponenti između ova dva sistema (Takeuchi and Thornber, 1994). U stvari, pigment koji se gubi iz tilakoida tokom stresa pod uticajem visokih temperatura je uglavnom odstranjen iz proteina pigmenta fotosistema II. Fotooksidativno oštećenje može ubrzati i čak izazvati odumiranje listova. Povećanje CO_2 smanjuje oksidativni stres kod ječma, dok se aktivnosti rastvorljive katalaze i superoksid dismutaze povećavaju rapidno nakon premeštanja biljaka u uobičajeni nivo CO_2 (Casano et al., 1994).

Uloga ABA i hormona rasta

ABA je uključena u reakcije biljke prema brojnim stresovima, počev od suše pa do drugih stresnih uslova za biljke. Na primer, postoje jasna pozitivna uloga ABA u vidu signala koren-vegetaciona kupa koji pomaže u održavanju rasta listova kod biljaka koje su izložene stresovima (Mulholland et al., 1996). ABA ispoljava pozitivnu ulogu u porastu listova u stresnim uslovima. Interakcija između stresa i ABA može biti značajan mehanizam u objašnjenju inhibicije porasta listova biljaka ječma izloženih delovanju suše (Dodd and Davies, 1996).

Provodljivost stoma kod ječma se nalazi u određenom odnosu sa koncentracijom ABA u ksilemu merenom na kraju noći, iako je jasno da je osetljivost stoma prema sadržaju ABA u ksilemu niža kod genotipova koji ranije cvetaju (Borel et al., 1997). Inače, utvrđena je mala genetička varijabilnost za funkciju stoma. Kontrola stoma zavisi od uslova evaporacije i vodnog statusa zemljišta. U odnosu na to ječma pokazuje nepravilno ponašanje sa hidrauličnim i hemijskim mehanizmima.

Utvrđeno je akumulacija brojnih proteina kao reakcija biljke na bilo koji spoljašnji faktor koji ima dehidrataciono delovanje ili stoji u vezi sa dehidratacijom. Od tih proteina najzastupljeniji su dehidrini, koji se javljaju

kod ječma kao reakcija na sušu, niske temperature, zaslanjenost, kao i u fazi dozrevanja polena i semena. Sadašnja saznanja potvrđuju dehidrine kao glavnu supstancu koja ječmu obezbeđuje tolerantnost na dehidraciju .

Kada je biljka ječma izložena delovanju različitih stresova koji izazivaju dehidraciju ćelije ječma reaguje na taj način što dolazi do povećane akumulacije osmotski aktivnih materija, pre svega glicin betaina. Biljke ječma su sposobne da akumuliraju betaine u svojim listovima ne samo kao reakcija na stres izazvan nedostatkom vode nego i na stres izazvan solima ili visokim i niskim temperaturama (Kishitani et al., 1994). Akumulacija betaina tokom aklimatizacije prema niskim temperaturama se nalazi u vezi sa tolerancijom biljaka na izmrzavanje. Betain nakupljen tokom prilagođavanja na niske temperature se nalazi u vezi sa dužinom vegetacije sorti, jer je utvrđena njegova veća količina kod kasnozrelih sorti. Nekoliko puta veća količina betaina je prisutna u listovima sorti koje su tolerantne na zaslanjenost nego kod osetljivih sorti. Osim betaina, prolin ima dvostruku ulogu u aklimatizaciji na stres izazvan visokom koncentracijom soli i osmotskoj regulaciji kao izvor redukovanih ekvivalenata neophodnih za brz oporavak biljke (Nomura et al., 1995).

Specifični mehanizmi u uslovima povećane koncentracije soli

Iako je ječam u odnosu na ostala žita najtolerantniji prema zaslanjenim zemljištima, povećana koncentracija soli redukuje biomasu i prinos (Zhong and Dvorak, 1995). Reakcija ječma prema soli uključuje dve faze: spoljašnju osmotsku i specifičnu genotipsku (Munns et al., 1995). U prvoj fazi dolazi do osmotskog reagovanja i smanjenja porasta izazvanog delovanjem soli u zoni korenovog sistema. U drugoj fazi ispoljava se dodatan negativan efekat, koji je određen genotipom sorte i manifestuje se u umanjuju rasta usled toksičnog delovanja soli koju je biljka već usvojila. Usvojena so dovodi do ranijeg odumiranja listova i smanjenja neophodnih asimilata za rast biljke. Stres izazvan povećanim koncentracijama soli smanjuje antioksidativnu aktivnost korena, što ima za posledicu ubrzano nekontrolisano stvaranje slobodnih radikala. Na molekularnom nivou, adaptacija na stres zbog povećane koncentracije soli odvija se tako što dolazi do

akumulacije hidrogen jona u vakuolama korena ječma, čime se održava stabilnost tonoplasta u uslovima povećane koncentracije soli (Zhang et al., 1998).

Stres izazvan sušom

Suša, koja je pored smanjenja količine vode često praćena povećanim zračenjem i stresom usled visokih temperatura, je glavni abiotički činilac koji ograničava prinos. U semiaridnim uslovima suša se uglavnom dešava u poslednjim periodima vegetacije, u vreme naliivanja zrna. U tim uslovima translokacija asimilata akumuliranih do cvetanja u stablu i listovima može imati veoma pozitivan uticaj na naliivanje zrna (Pržulj 2001a; 2001b). Određivanje promena fluorescencije hlorofila, infracrvena termometrija i razmena gasova su metode kojima se određuje otpornost ječma na sušu. Sorte ječma otpornije na sušu imaju manje variranje u neto fotosintezi, efikasnosti transpiracije i temperaturi listova nego sorte osetljive na sušu.

U sušnim uslovima glavni koren ima veći značaj od nodalnih, te biljke često mogu da završe vegetaciju uz postojanje samo glavnog korena. Stare sorte ječma imaju razvijeniji korenov sistem, zbog čega se koriste u programima za stvaranje sorti za sušne uslove (Grando and Ceccareli, 1995). Relativni sadržaj vode u listu ispod lista zastavičara, predzadnjoj i zadnjoj internodiji kao i visina biljke su srednje do visoko nasledne osobine koje se nalaze u pozitivnoj korelaciji sa osetljivošću biljaka prema stresu usled smanjenja količine vode (Arnau and Monneveux, 1995).

Primena fiziologije stresa u programu oplemenjivanja žita

U regionima sa prisutnim abiotskim stresovima programi oplemenjivanja su usmeneni na selekciju genotipova koji imaju veće i stabilnije prinose. Fiziološke osobine koje obezbeđuju otpornost prema faktorima stresa predstavljaju jednostavne, brze i jeftine kriterijume izbora poželjnih genotipova za ovakve uslove proizvodnje.

Pri izboru genotipova tolerantnih na najvažnije abiotske stresove, koji su često prisutni tokom vegetacije, kao što su suša i zaslanjenost, selekciju treba obavljati na celokupne, integralne osobine. Od tih oso-

bina svakako treba koristiti diskriminaciju vrednost, kao i tehnike merenja radijacije u sklopu.

Za ostale stresove, koji se dešavaju uglavnom u kraćem vremenskom periodu, kao što su mraz, niske i visoke temperature, metodi selekcije su jednostavniji. Odgovarajućim metodama kod ovih stresova uglavnom se determiniše tolerantnost, a ne otpornost, prema stresu. Osobine na osnovu kojih se vrše ocene odnose se na sadržaj supstanci koje održavaju povoljan osmotski potencijal i relativno visoku fotosintetsku aktivnost listova. Jedna od tih supstanci je betain, koji je odgovoran za održavanje neophodnog osmotskog nivoa kod ječma. U oplemenjivanju se

može koristiti fotosintetska aktivnost listova koja se efikasno određuje fluorescencijom hlorofila.

Stres usled nedostatka vode smanjuje efikasnost iskorišćavanja mineralnih elemenata. Međutim, ovo se često ne odnosi na azot. Kada se biljke gaje u uslovima vodnog stresa sadržaj azota po biljci se smanjuje, i to znatno više kod pšenice nego kod ječma. Suprotno količini azota koja se smanjuje, koncentracija ovog elementa se povećava u biljci. U semiaridnim uslovima, koji zadnjih godina vladaju i kod nas, visoke doze azotnih đubriva nemaju pozitivan efekat na prinose, šta više u ekstremno suvim uslovima smanjuje se prinose i žetveni indeks.

LITERATURA

- ACEVEDO, E. (1993): Potential of carbon isotope discrimination as a selection criterion in barley breeding. *In*: EHLERINGER, J.R. et al. (eds.) *Stable Isotopes and Plant Carbon/Water Relations*. New York Academic Press, pp. 399-417.
- ARAUS J.L. and BUXÓ, R. (1993): Changes in carbon isotope discrimination in grain cereals from the north-western Mediterranean Basin during the past seven millenia. *Australian Journal of Plant Physiology* 20: 117-128.
- ARAUS J.L., CASADESS, J. and BORT, J. (2001): Recent tools for screening of physiological traits determining yield. *In*: REYNOLDS, M., ORTIZ-MONASTERIO, I. and McNAB, A. *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexico City, Mexico DF, CIMMYT, pp. 59-76.
- ARNAU, G., MONNEVEUX, P. (1995): Physiology and genetics of terminal water stress tolerance in barley. *Journal of Genetics and Breeding* 49: 327-332.
- BOREL, C., SIMMONNEAU, T. and TARDIEU, F. (1997): Stomatal conductance and ABA concentration in the xylem sap of barley lines of contrasting genetic origins. *Australian Journal of Plant Physiology* 24: 607-615.
- BORT, J., FEBRERO, A., AMARO, T. and ARAUS, J.L. (1994): Role of awns on ear water use efficiency and grain weight in barley. *Agronomie* 2: 133-139.
- BORT, J., ARAUS, J.L., HAZZAM, H., GRANDO, S. and CECCARELLI S. (1998): Relationships between early vigour, grain yield, leaf structure and stable isotope composition in field grown barley. *Plant Physiology and Biochemistry* 36: 889-702.
- BULMAN, P. and SMITH, D.L. (1993): Yield and yield component response of spring barley to fertilizer nitrogen. *Agronomy Journal* 85: 226-231.
- CASANO, L.M., MARTÍN, K.M. and SABATER, B. (1994): Sensitivity of superoxide dismutase transcript levels and activities of oxidative stress in lower in mature-senescent than in young barley leaves. *Plant Physiology* 106: 1033-1039.
- CATTIVELLI, L., DELOGU, G., TERZI, V. and STANCA, A.M. (1994): Progress in barley breeding. *In*: Slafer, G.A. (ed) *Genetic Improvements of Field Crops: Current Status and Development*. New York, Marcel Dekker, pp. 95-181.
- CRAUFURD, P.Q., AUSTIN, R.B., ACEVEDO, E. and HALL, M.A. (1991): Carbon isotope discrimination and grain yield in barley. *Field Crop Research* 27: 301-313.
- De RUITER, J.M. and BROOKING, I.R. (1996): Effects of sowing date and nitrogen on dry matter and nitrogen partitioning in barley. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 24: 65-76.
- DESIMONE, M., HENKE, A. and WAGNER, E. (1996): Oxidative stress induces partial degradation of the large subunit of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in isolated chloroplasts of barley. *Plant Physiology* 111: 789-796.
- DESIMONE, M., WAGNER, E. and JOHANNIN-GMEIER, U. (1998). Degradation of active oxygen modified ribulose-1,5-bisphospha-

- te carboxylase/oxygenase by chloroplastic proteases requires ATP-hydrolysis. *Planta* 205: 495-466.
- DODD, I.C. and DAVIES, W.J. (1996): The relationship between leaf growth and ABA accumulation in the grass leaf elongation zone. *Plant Cell and Environment* 19: 1047-1056.
- DOFING, S.M. (1995): Phenological development-yield relationships in spring barley in a subarctic environment. *Canadian Journal of Plant Science* 75: 93-97.
- ELLIS, R.P. and MARSHALL, B. (1998): Growth, yield and grain quality of barley (*Hordeum vulgare* L.) in response to nitrogen uptake. II. Plant development and rate of germination. *Journal of Experimental Botany* 49: 1021-1029.
- EVANS, L.T. (1989): Opportunities for increasing the yield potential of wheat. *In: The Future Development of Maize and Wheat in the Third World*. Mexico City, Mexico DF, CIMMYT pp. 79-93.
- FRICKE, W., JAMES, A., McDONALD, S. AND MATTHEWSON-DJOS, L. (1997): Why do leaves and leaf cells of N-limited barley elongate at reduced rates? *Planta* 202: 522-530.
- FUKAI, T.S. (1995a): Growth and yield response of barley and chickpea to water stress under three environments in southeast Queensland. I. Light interception, crop growth and grain yield. *Australian Journal of Agricultural Research* 46: 17-33.
- FUKAI, T.S. (1995b): Growth and yield response of barley and chickpea to water stress under three environments in southeast Queensland. III. Water use efficiency, transpiration efficiency and soil evaporation. *Australian Journal of Agricultural Research* 46: 49-60.
- GALLAGHER, J.N., BISCOE, P.V. and SCOTT, R.K. (1967): Barley and its environment. V. Stability of grain weight. *Journal of Applied Ecology* 12: 319-336.
- GARCÍA del MORAL, I.F., SOPENA, A., MONTAÑA, J.L., POLO, P., VOLTAS, J., CODESAL, P., RAMOS, J.M. and MOLINA-CANO, J.L. (1998): Image analysis and chemical composition of the barley plant as predictors of malting quality in Mediterranean environments. *Cereal Chemistry* 75: 755-761.
- GONTIA, A.S., NIGAM, P.K. AND DWIVEDI, S.K. (1994): Energy utilization of barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes under various planting patterns. *Bionatura* 14: 63-67.
- GRANDO, S. and CECCARELLI, S. (1995): Seminal root morphology and coleoptile length in wild (*Hordeum spontaneum* ssp. *spontaneum*) and cultivated (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*) barley. *Euphytica* 86: 73-80.
- HAY, R.K.M. (1995): Harvest index: A review of its use in plant breeding and crop physiology. *Annals of Applied Biology* 126: 197-216.
- HAY, R.K.M. (1999): Physiological control of growth and yield in wheat: Analysis and synthesis. *In: Smith, D.L. and Hamel, C. (eds) Crop Yield, Physiology and Processes*. Berlin, Springer-Verlag, pp. 1-38.
- JAMIESON, P.D., MARTIN, R.J., FRANCIS, G.S. and WILSON, D.R. (1995): Drought effects on biomass production and radiation-use efficiency in barley. *Field Crop Research* 43: 77-86.
- KERNICH, G.C., HALLORAN, G.M. and FLOOD, R.G. (1995): Variation in developmental patterns of wild barley (*Hordeum spontaneum* L.) and cultivated barley (*H. vulgare* L.). *Euphytica* 82: 105-115.
- KISHITANI, S., WATANABE, K., YASUDA, S., ARAKAWA, K. and TABAKE, K. (1994): Accumulation of glycinebetaine during cold acclimation and freezing tolerance in leaves of winter and spring barley plants. *Plant Cell Environment* 17: 89-95.
- KRASNOVSKY, A.A.JR. (1993): Singlet molecular oxygen and primary mechanisms of photo-oxidative damage of chloroplasts: Studies based on detection of oxygen and pigment phosphorescence. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B, Biological Sciences* 102: 219-235.
- LARCHER, W. (1995): *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Third Edition, Berlin, Springer.
- LÓPEZ-CASTAÑEDA, C. and RICHARDS, R.A. (1994): Variation in temperate cereals in rainfed environments. III. Water use and water use efficiency. *Field Crop Research* 39: 85-98.
- LÓPEZ-CASTAÑEDA, C. and RICHARDS, R.A. and FARQUHAR, G.D. (1995): Variation in early vigor between wheat and barley. *Crop Science* 35: 472-479.
- LU, Z. and NEUMANN, P.M. (1998): Water stressed maize, barley and rice seedlings show species diversity in mechanisms of leaf growth inhibition. *Journal of Experimental Botany* 49: 1945-1952.

- MALEŠEVIĆ, M. and STARČEVIĆ, LJ. (1992): Proizvodnja pivskog ječma. In: LAZIĆ, V. (ur) Pivski ječam i slad, DP "20 oktobar" Sladara, Bačka Palanka.
- MANDERSCHIED R. and WEIGEL, H.J. (1995): Do increasing atmospheric CO₂ concentrations contribute to yield increases of German crops? *Journal of Agronomy and Crop Science* 175: 73-82.
- MULHOLLAND, B.J., BLACK, C.R., TAYLOR, I.B. ROBERTS, J.A. and LENTON, J.R. (1996): Effect of soil compaction on barley (*Hordeum vulgare* L.) growth. I. Possible role for ABA as a root-sourced chemical signal. *Journal of Experimental Botany* 47: 539-549.
- MUNNS, R., SCHACHTMAN, D.P., CONDON, A.G. (1995): The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 561-569.
- NAYLOR, R.E.L., STOKES, D.T., and MATTHEWS, S. (1998): Biomass, shoot uniformity and yield of winter barley. *Journal of Agricultural Science* 131: 13-21.
- NOMURA, M., MURAMOTO, Y., YASUDA, S., TAKABE, T. and KISHITANI, S. (1995): The accumulation of glycinebetaine during cold acclimation in early and late cultivars of barley. *Euphytica* 83: 247-250.
- PASSIOURA, J.B. (1996): Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation* 20: 79-83.
- PEARCE, R.S., DUNN, M.A., RIXON, J.E., HARRISON, P. and HUGHES, M.A. (1996): Expression of cold-inducible genes and frost hardiness in the crown meristem of young barley (*Hordeum vulgare* L. Cv. Igri) plants grown in different environments. *Plant Cell and Environment* 19: 275-290.
- PRŽULJ, N. (2001). Cultivar and year effect on grain filling of winter barley. *Plant Breeding and Seed Science* 45:2: 45-58.
- PRŽULJ, N. and MOMČILOVIĆ, VOJISLAVA (2001a): Genetic variation for dry matter and nitrogen accumulation and translocation in two-rowed spring barley. I. Dry matter translocation. *European Journal of Agronomy* 15: 241-254.
- PRŽULJ, N., MOMČILOVIĆ, VOJISLAVA (2001b). Genetic variation for dry matter and nitrogen accumulation and translocation in two-rowed spring barley. II. Nitrogen translocation. *European Journal of Agronomy* 15: 255-265.
- PRŽULJ, N., MOMČILOVIĆ, VOJISLAVA (2002): Novosadske sorte ječma za agroekološke uslove jugoistočne Evrope. Naučni Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Zbornik radova 36: 271-282.
- PRŽULJ, N. and MOMČILOVIĆ, VOJISLAVA. 2003. Dry matter and nitrogen accumulation and use in spring barley. *Plant, Soil and Environment* 49:1: 36-47.
- REYNOLDS, M.P. and PFEIFFER, W.H. (2000): Applying physiological strategies to improve yield potential. In: ROYO, C. et al. Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region: New Challenges. *Options Méditerranéennes Serie A* 40: 95-103.
- RICHARDS, R.A. (1996): Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulation* 20: 157-166.
- ROYO, A. and ARAGŪÍ, S, R. (1995): Effect of salinity on various morpho-physiological characters and grain yield in barley. *Investigación Agraria Producción y Protección Vegetales* 10: 71-84.
- SAEBO, A. and MORTENSEN, L.M. (1996): Growth, morphology and yield of wheat, barley and oats grown at elevated atmospheric CO₂ concentration in a cool, maritime climate. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 57: 9-15.
- SAVIN, R., STONE, P.J. and NICOLAS, M.E. (1996). Responses of grain growth and malting quality of barley to short periods of high temperature in field studies using portable chambers. *Australian Journal of Plant Physiology* 47: 465-477.
- SIMMONDS, N.W. (1996): Yields of cereal grain and protein. *Experimental Agriculture* 32: 351-356.
- SLAFER, G.A. and KERNICH, G.C. (1996): Have changes in yield (1900-1992) been accompanied by a decreased yield stability in Australian cereal production? *Australian Journal of Agricultural Research* 47: 323-334.
- SMITH, D.L., M. DIJAK., BULMAN, P, MA, B.L. and HAMEL, C. (1999): Barley: Physiology of yield. In: SITH, D.L. and HAMEL, C. (eds.) *Crop Yield, Physiology and Processes*. Berlin, Springer-Verlag, pp. 67-107.
- STEFANOV, D., YORDANOV, I. and TSONEV, T. (1996): Effect of thermal stress combined with different irradiance on some photosynthetic characteristics of barley (*Hordeum vulgare* L.) plants. *Photosynthetica* 32: 171-180.

- TAKEUCHI, T.S. and THORNER, J.P. (1994): Heat-induced alterations in thylakoid membrane protein composition in barley. *Australian Journal of Plant Physiology* 21: 759-770.
- TJUS, S.E., MOLLER, B.L. and SCHELLER, H.V. (1998). Photosystem I is an early target of photoinhibition in barley illuminated at chilling temperatures. *Plant Physiology* 116: 755-764.
- VOLTAS, J., RAMOGOSA, I. and ARAUS J.L. (1998). Growth and final weight of central and lateral barley grains under Mediterranean conditions as influenced by sink strength. *Crop Science* 38: 84-89.
- ZELITCI, I. (1982): The close relationship between net photosynthesis and crop yield. *BioScience* 32: 796-802.
- ZHANG, W., DIAO, F., YU, B. and LIU, Y. (1998): H⁺-ATPase and H⁺-transport activates in tonoplast vesicles for barley roots under salt stress and influence of calcium and abscisic acid. *Journal of Plant Nutrition* 21: 447-458.
- ZHONG, G.Y., and DVORAK, J. (1995): Evidence for common genetic mechanisms controlling the tolerance of sudden salt stress in the tribe Triticeae. *Plant Breeding* 114: 297-302.

PHYSIOLOGICAL BASIS OF BARLEY YIELD UNDER NEAR OPTIMAL AND STRESS CONDITIONS

PRŽULJ, N., MOMČILOVIĆ, VOJISLAVA, PETROVIĆ, N.

SUMMARY

Average barley yield fall below its potential due to incidence of stresses. Water stress is the main environmental factor limiting yield. The component a priori more sensitive to most stresses is the amount of radiation absorbed. The effect of stresses influence on the total amount of radiation absorbed by barley crop during its vegetation and the photosynthetic efficiency of radiation conversion. Growth inhibition is accompanied by reductions in leaf and cell wall extensibility. Grain yield under drought conditions is source limited. Supply of assimilates to the developing inflorescence plays a critical role in establishing final grain number and grain size. Grain weight is negatively affected by drought, high temperature, and any other factors that may reduce grain filling duration and grain filling rate. Awns and glaucousness confer better performance of barley under drought stress conditions. Barley responds with an increased accumulation of a number of proteins when subjected to different stress inducing cell dehydration.

Screening techniques that are able to identify desirable genotypes based on the evaluation of physiological traits related to stress evasion and stress resistance may be useful in breeding barley for resistance to stress, particularly drought stress. Crop management and breeding can reduce the incidence of stress on yield. The effect of these practices is sustained by an understanding of their physiology. In this paper the physiological basis of the processes determining barley yield and the incidence of stresses on photosynthetic metabolism that determine grain yield of barley is discussed.

Key words: barley (*Hordeum vulgare* L.), stress, drought, physiology, tolerance, photosynthesis, yield, adaptability