

UDK 633.15 : (681.526 + 541.144)

Termalne karakteristike fotosintetičkog aparata samooplodnih linija kukuruza

- Originalan naučni rad -

Čedomir RADENOVIĆ, Nenad DELIĆ, Milosav BABIĆ,
Milovan PAVLOV i Dragojlo SELAKOVIĆ
Institut za kukuruz "Zemun Polje", Beograd-Zemun

Izvod: Metodom zakasnele fluorescencije hlorofila utvrđene su termalne karakteristike fotosintetičkog aparata proučavanih samooplodnih linija kukuruza, i to: određena je temperaturna zavisnost u opsegu od 25 do 60°C, otkrivene su kritične temperature na kojima dolazi do faznih transformacija u tilakoidnoj membrani, a time i do značajnih funkcionalnih promena u fotosintetičkom aparatu ispitivanih samooplodnih linija kukuruza, obračunate su energije aktivacije (E_a , kJ/mol) duž pravih linija pre i posle kritične temperature. E_a je mera nastajanja rekombinacionih reakcija povezanih sa uspostavljanjem zakasnele fluorescencije (ZF) hlorofila, a time i ukupnih promena u strukturi i funkciji tilakoidnih membrana.

Rezultati i diskusija izloženih parametara ukupnih terminalnih procesa ZF hlorofila, kao što su: temperaturna zavisnost, kritične temperature i energija aktivacije mogu doprineti egzaktnijem karakterisanju i trijaži samooplodnih linija kukuruza i linija u procesu selekcije u odnosu na njihovu otpornost i adaptivnost prema temperaturi i suši, što doprinosi bržem i racionalnijem odvijanju procesa selekcije.

Ključne reči: fotosintetički proces, samooplodna linija kukuruza, tilakoidna membrana, zakasnela fluorescencija.

Uvod

Iako su fotosintetički procesi veoma rašireni, visoko produktivni po intenzitetu, vrlo kompleksni po svojoj prirodi i mnogo izučavani, oni nisu našli značajnu aplikaciju u oplemenjivanju biljaka. Takvo stanje je verovatno posledica postojanja više funkcionalnih međuzavisnosti koje objedinjuju strukturno-dinamične promene unutar hloroplasta i njihovih tilakoidnih membrana, sa jedne, i delovanja više faktora spoljašnje sredine na njih, sa druge strane.

Zakasnela fluorescencija (ZF) hlorofila se fenomenološki može opisati kao pojava svetljenja (bioluminescencija) biljnih sistema: bakterija, algi i viših biljaka u crvenoj oblasti spektra, neposredno nakon intermitentnog osvetljavanja lista, *Radenović*, 1992, 1994, 1997. ZF hlorofila su otkrili *Strehler i Arnold*, 1951, pokušavajući da razjasne prirodu indukovane produkcije u vidu bioluminescencije. Brojna proučavanja, pogotovo poslednjih dvadeset godina (1980-2000), *Jursinic*, 1986, *Marković i sar.*, 1993, 1996, *Veselovski i Veselova* 1990, otkrila su direktnu povezanost ZF hlorofila sa fotosintetičkim procesima, u kojima se ZF hlorofila smatra njihovim nezaobilaznim indikatorom - osetljivom "sondom" za eksperimentalna fotosintetička proučavanja, *Radenović i sar.*, 1994a, 1994b, *Radenović i Jeremić*, 1996, *Marković i sar.*, 1987, 1996, 1993, 1999. Već danas, a pogotovo u skoroj budućnosti, ZF hlorofila će služiti kao efikasno sredstvo, odnosno kao savremeni metodski postupak pri proučavanju određenih, iako složenih fotoprocesa u "svetloj" fazi fotosinteze. Kao aktuelna pitanja u vezi sa ovim smatraju se termalni procesi ZF hlorofila, kritične temperature u tilakoidnim membranama i promena energije aktivacije u njima, *Radenović*, 1997, *Radenović i Jeremić*, 1996.

Poslednjih dvadeset godina (1980-2000) činjeni su pokušaji u Institutu za kukuruz "Zemun Polje", da se složeni fotosintetički procesi stave u funkciju direktnijeg pristupa karakterizaciji samooplodnih linija kukuruza, što bi moglo biti od koristi za egzaktniju racionalizaciju procesa oplemenjivanja. Stoga je u Institutu razrađen novi neinvazivni metod za merenje ZF hlorofila na intaktnim listovima samooplodnih linija kukuruza, *Radenović*, 1979, 1992, 1997, *Vučinić i sar.*, 1982; *Marković i sar.*, 1987, 1993, 1999.

Cilj ovoga rada je da se utvrdi uticaj viših i visokih temperatura, kao i suše, na promenu ukupnih termalnih procesa ZF hlorofila u tilakoidnim membranama proučavanih samooplodnih linija kukuruza. Dobijene promene u intenzitetu ZF hlorofila, promene u aktivacionim energijama i određivanje vremena pojavljivanja kritičnih temperatura, na kojima dolazi do evidentnih strukturnih promena u tilakoidnim membranama, su dobar pokazatelj za ocenu otpornosti i adaptivnosti ispitivanih samooplodnih linija kukuruza prema višim i visokim temperaturama i suši.

Materijal i metode

Kao materijal - objekat ispitivanja u ovim istraživanjima korišćene su samooplodne linije kukuruza iz kolekcije Instituta za kukuruz "Zemun Polje". Inbred linija, ZPPL 53 je kreacija ovog Instituta, dok su inbred linije A 671 i A654 poreklom iz SAD-a.

Osnovne karakteristike navedenih linija su sledeće:

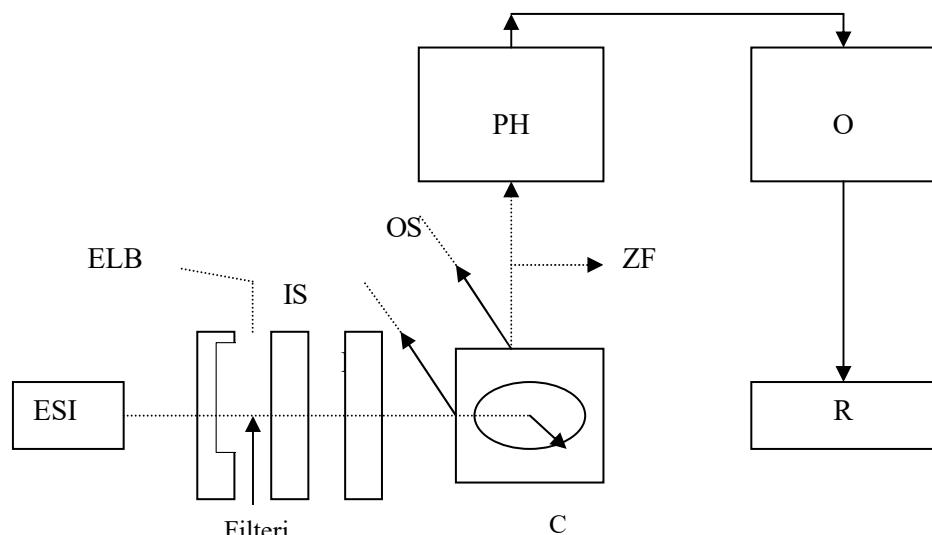
1. ZPPL 53 je dobijena iz kombinacije (F7 x F2) x W401. Pripada grupi zrenja FAO 250. Zrno je u tipu polutvrduanca žute boje, a oklasak je beo. Linija je vlasništvo Instituta za kukuruz "Zemun Polje".

2. A 671 potiče iz ukrštanja (W103 x N13A) x N13A². Pripada grupi zrenja FAO 500. Zrno je u tipu zubana žute boje, a oklasak je crven. Linija je selekcionisana na Univerzitetu u Minesoti, SAD i pripada grupi javnih linija.
3. A 654 potiče iz hibrida A116 x WF9. Pripada grupi zrenja FAO 250. Zrno je u tipu zubana, svetložute boje, a oklasak je bele boje. Linija je selekcionisana na Univerzitetu u Minesoti, SAD i pripada grupi javnih (*public*) linija.

Neinvazivni metod za merenje ZF hlorofila šematski je prikazan na Slici 1.

1. Navedena blok šema bioluminescentne metode razvijena je i najduže se koristi u Institutu za kukuruz "Zemun Polje". Merenje promene intenziteta ZF hlorofila vršeno je po metodi koja je, u principu i pojedinostima, opisana u radovima, **Radenović**, 1979, 1992, 1994, 1997, **Marković i sar.**, 1996.

Ispitivani genotipovi su gajeni u oglednom polju. Uzorci za ovo istraživanje su uzimani u vreme kad biljke kukuruza imaju najveću potrebu za vodom, kada je vreme izbijanja reproduktivnih organa kod svih ispitivanih genotipova. Tokom jula i avgusta, ujutru (između 7⁰⁰ i 8⁰⁰ časova) su zasecani listovi ispod klipa u predelu pazuha, i donošeni iz polja u laboratoriju. Listovi su u laboratoriji držani tako što su bili postavljeni u vodu po dužini od 20cm od mesta zasecanja lista. Dva



Slika 1. Principijelna šema metoda i aparature za merenje zakasnele fluorescencije hlorofila: C - mračna komora sa postoljem za uzorke, S - uzorak (segment lista), filteri, ESI - izvor ekscipirajuće svetlosti, PH - fotomultiplikator, O - osciloskop, R - pisač, ELB - ekscipirajući zrak, ZF - luminiscentna svetlost, IS - ulazni prorez, OS - izlazni prorez iz komore.

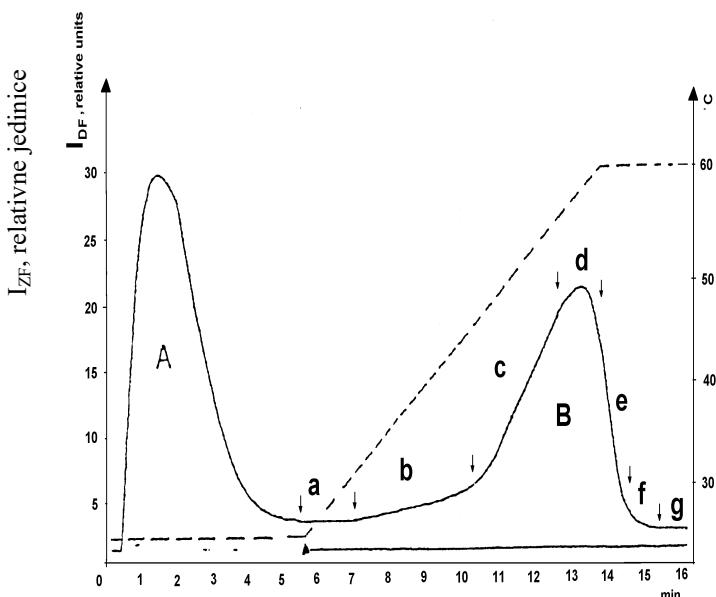
Potential scheme of the method and the equipment for measuring chlorophyll delayed fluorescence: C - dark chamber with a sample stand; s - sample (leaf segment), filters, ELS - excitation light source, PH - photo-multiplier; O - oscilloscope, R - printer, ELB - excitation light beam, DF - luminescent light, IS - input chamber slot, OS - output chamber slot

časa pre bioluminescentnog eksperimenta listovi su držani u staklenom zvonu. Sa takvih listova je uziman segment intaktnog lista i stavljani u komoru fosforoskopa (Slika 1). U ovim eksperimentima, segment lista je držan u komori (u mraku) najmanje 15 minuta. Prilikom praćenja uticaja suše, biljke, posebno njihovi listovi, su držani na vazduhu 24 časa.

Rezultati i diskusija

U okviru ukupnih uslova merenja ZF hlorofila dobijeni su karakteristični rezultati o promeni intenziteta u vidu indukcione i termalne krive (Slika 2). U ovom radu posebno je razmatran uticaj temperature na stacionarni nivo ZF hlorofila.

Taj uticaj temperature, koja je kontinualno povećavana u opsegu 24-60°C, na intenzitet i kinetiku termalnih procesa ZF hlorofila analiziran je praćenjem promena kod posmatranih segmenata termalne krive, Slika 2. Pri proučavanju linija



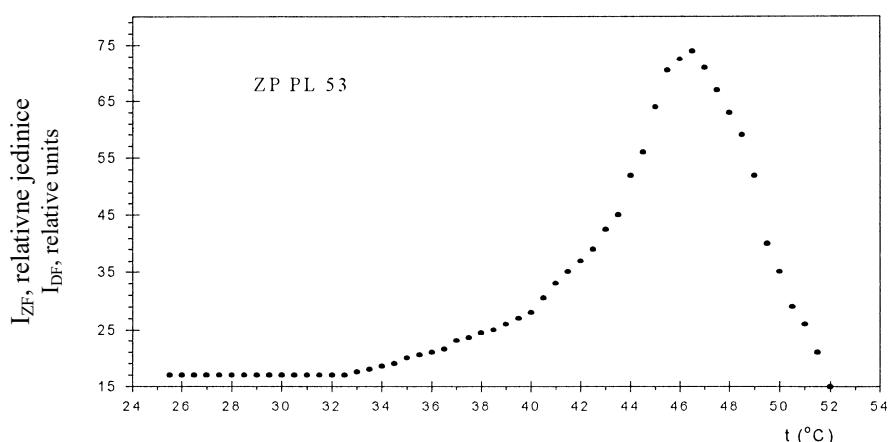
Slika 2. Šematski prikaz tipičnih promena intenziteta ZF hlorofila na intaktnom listu proučavanih samooplodnih linija kukuruza (puna linija) i promene temperature (isprekidana linija): kriva A označava indukcione procese ZF hlorofila, a kriva B obuhvata termalne procese ZF hlorofila.
Schematic presentation of typical changes of chlorophyll DF intensity on intact leaf of observed maize inbred lines (solid line) and changes of temperature (dashed line): curve A indicates induction processes of chlorophyll DF, curve B encompasses thermal processes of chlorophyll DF.

kukuruza bilo je potrebno razlikovati sledeće segmente termalne krive i registrovati značajne razlike u dužini trajanja, i to:

- a - stacionarni nivo intenziteta ZF traje 72 ± 6 sekundi,
- b - početno povećavanje intenziteta ZF traje 984 ± 8 sekundi,
- c - strmo, linearno povećavanje intenziteta ZF traje 408 ± 5 sekundi,
- d - maksimalni nivo intenziteta ZF traje 210 ± 4 sekundi,
- e - nagli, linearni pad intenziteta ZF traje 194 ± 7 sekundi,
- f - usporeno smanjenje intenziteta ZF traje 138 ± 5 sekundi, i
- g - iscrpljeni nivo intenziteta ZF traje 84 ± 3 sekundi.

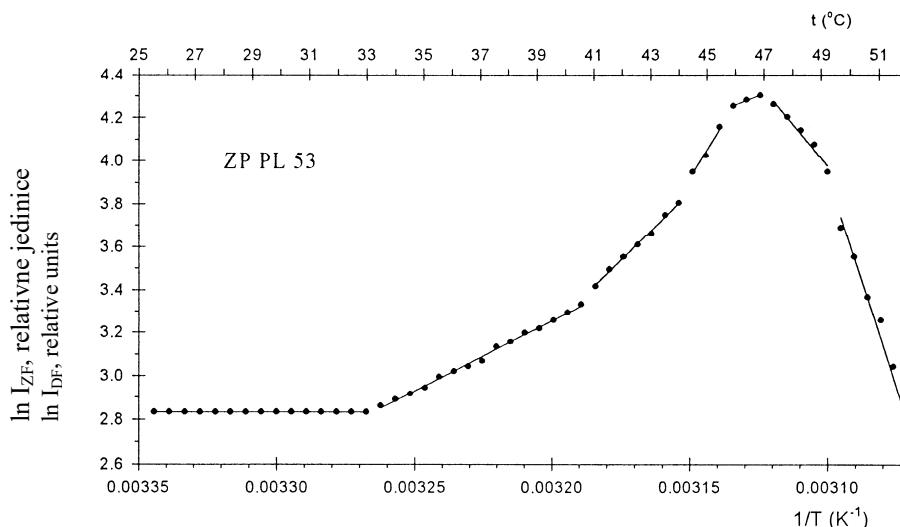
Unutar navedenih segmenata termalne krive, a naročito na njihovim granicama, dolazi do navedenog temperaturnog uticaja (Slika 2). Direktnim vršenjem eksperimenata dobijaju se rezultati o promeni intenziteta ZF hlorofila u funkciji vremena nastajanja. Ovako dobijeni rezultati poslužili su za računsku i statističku obradu i kao takvi izlažu se u ovom radu za svaku samooplodnu liniju kukuruza posebno.

ZP PL 53. - Na Slici 3 data je temperaturna zavisnost ove linije u opsegu temperature od 25 do 60°C. Intenzitet ZF hlorofila, u njegovom rastućem trendu (Slika 2b-d), počinje da se povećava već na 33,0°C. Rastenje intenziteta ZF hlorofila se nastavlja sa njegovom promenom na 40°C, a zatim, na 43,5°C i dalje, do njegovog zaobljenog maksimuma, na 45 i 47°C. Opadanje intenziteta ZF hlorofila, sa daljim povećanjem temperature je monotonije, strmije i linarnije (Slika 3). Arenijusovim kriterijumom o linearizaciji temperaturne zavisnosti ZF hlorofila utvrđuju se sve kritične temperature na kojima dolazi do strukturalnih promena u tilakoidnoj membrani samooplodne linije ZP PL 53 (Slika 4, Tabela 1).



Slika 3. Promena intenziteta zakasnele fluorescencije hlorofila (I_{ZF}) termalnih procesa u zavisnosti od delovanja temperature u tilakoidnoj membrani intaktnog lista samooplodne linije kukuruza ZP PL 53

Changes of chlorophyll delayed fluorescence intensities (I_{DF}) of thermal processes in dependence on temperature impacts in thylakoid membranes of the intact leaf of the maize inbred line ZP PL 53



Slika 4. Promena logaritma intenziteta zakasnje fluorescencije hlorofila ($\ln I_{ZF}$) termalnih procesa u zavisnosti od delovanja recipročne vrednosti temperature u tilakoidnoj membrani intaktnog lista samooplodne linije kukuruza ZP PL 53 (ovakva zavisnost poznata je pod nazivom Arenijusov kriterijum za određivanje kritičnih temperatura koje uslovjavaju strukturne promene u tilakoidnoj membrani)

A change of logarithm of the intensity ($\ln I_{ZF}$) of thermal processes of chlorophyll DF in dependence on effects of reciprocal values of temperatures on the thylakoid membrane of the intact leaf of the observed maize inbred line ZP PL 53 (such a dependence is known as the Arrhenius plot for evaluation of critical temperatures that cause conformational changes in thylakoid membranes)

Vrednost kritičnih temperatura u °C, njihov broj i međusobna udaljenost, karakterišu samooplodnu liniju kukuruza u odnosu na njenu otpornost prema višim i visokim temperaturama, kao i prema suši.

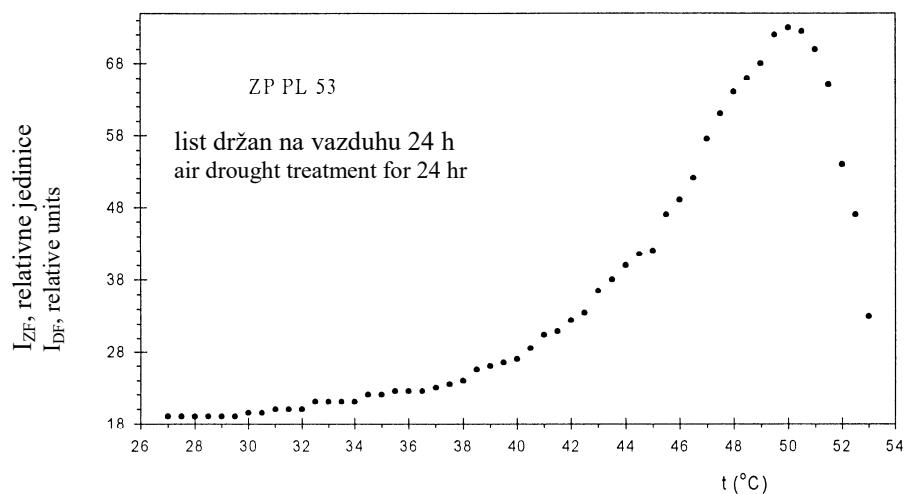
Arenijusov kriterijum zasnovan je na postojanju pravih linija. Svaka Arenijusova prava linija reprezentuje svoju energiju aktivacije (Ea). Mesto, gde se dve prave linije presecaju određeno je kritičnom temperaturom. Svakoj od navedenih kritičnih temperatura jedna vrednost Ea predhodi, a druga je sledi (Slika 4, Tabela 1). Strukturne promene, na navedenim kritičnim temperaturama u tilakoidnoj membrani proučavane samooplodne linije kukuruza, praćene su energijama aktivacije, Tabela 1. Ea, koje se odnose na rastući trend intenziteta ZF hlorofila, imaju negativan predznak (-54,1; -105,1; -174,2; -41,0 kJ/mol). Međutim, Ea koje prate opadajući trend intenziteta ZF hlorofila, imaju pozitivan predznak (128,6 i 326,2 kJ/mol) i uslovljene su sunčevom energijom, Tabela 1.

ZP PL 53 - list držan na vazduhu 24^h. - Na Slikama 5 i 6 dati su rezultati o promeni intenziteta ZF hlorofila u zavisnosti od temperature i Arenijusovog kriterijuma, iz kojeg proizilaze kritične temperature i Ea čije su vrednosti drugačije, Tabela 1. Ovo omogućava donošenje ocene o intenzitetu i karakteru delovanja

Tabela 1. Promena energije aktivacije (E_a) i kritičnih temperatura za vreme termalnih procesa u tilakoidnoj membrani intaktnog lista samooplodne linije kukuruza ZP PL 53 i ZP PL 53 - list držan na vazduhu 24^h

Changes of activation energy (E_a) and critical temperatures during thermal processes in thylakoid membranes of the intact leaf of the maize inbred lines ZP PL 53 and ZP PL 53 - air drought treatment for 24 hours

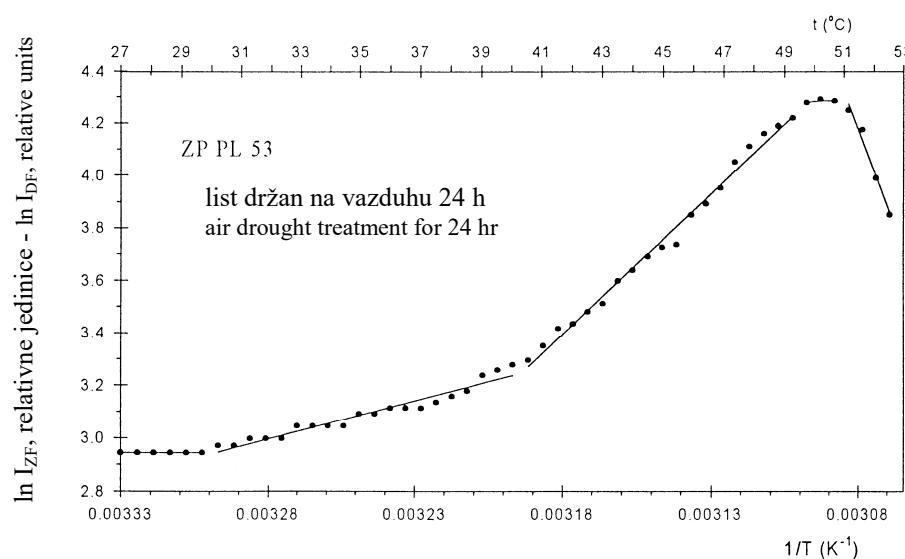
ZP PL 53		ZP PL 53 - list držan na vazduhu 24 ^h ZPPL 53 - air drought treatment for 24 hr	
Ea (kJ/mol)	t (°C)	Ea (kJ/mol)	t (°C)
-	33,5	-	30,0
- 54,5	40,0	-24,1	40,5
-105,0	44,0	-89,0	49,5
-174,0	46,0	- 6,0	51,0
-41,0	47,0	242,3	-
128,5	49,5	-	-
326,0	-	-	-



Slika 5. Promena intenziteta zakasnele fluorescencije hlorofila (I_{ZF}) termalnih procesa u zavisnosti od delovanja temperature u tilakoidnoj membrani intaktnog lista samooplodne linije kukuruza ZP PL 53 koja je tretirana vazdušnom sušom
Changes of chlorophyll delayed fluorescence intensities (I_{DF}) of thermal processes in dependence on temperature impacts in thylakoid membranes of the intact leaf of the maize inbred line ZP PL 53 - air drought treatment for 24 hours

temperature i suše na proučavanu samooplodnu liniju kukuruza (ZP PL 53 - list držan na vazduhu 24^h).

A 671 i A 671- list držan na vazduhu 24^h. - Identični eksperimenti i obrada rezultata vršeni su i na samooplodnoj liniji kukuruza A 671 i A 671 koja je tretirana vazdušnom sušom. Relevantni rezultati za kritične temperature i energije aktivacije su dati u Tabeli 2.



Slika 6. Arenijusov kriterijum za određivanje kritičnih temperatura (presek dveju pravih linija) koje uslovjavaju strukturne promene u tilakoidnoj membrani intaktnog lista samooplodne linije kukuruza ZP PL 53, koja je tretirana sa vazdušnom sušom

Arrhenius plot for evaluation of critical temperatures (interception point of two straight lines) that cause conformational changes in thylakoid membranes of the intact leaf of the maize inbred line ZP PL 53 - air drought treatment for 24 hours

Tabela 2. Promena energije aktivacije (Ea) i kritičnih temperatura za vreme termalnih procesa u tilakoidnoj membrani intaktnog lista samooplodne linije kukuruza A 671 i A 671 - list držan na vazduhu 24^h

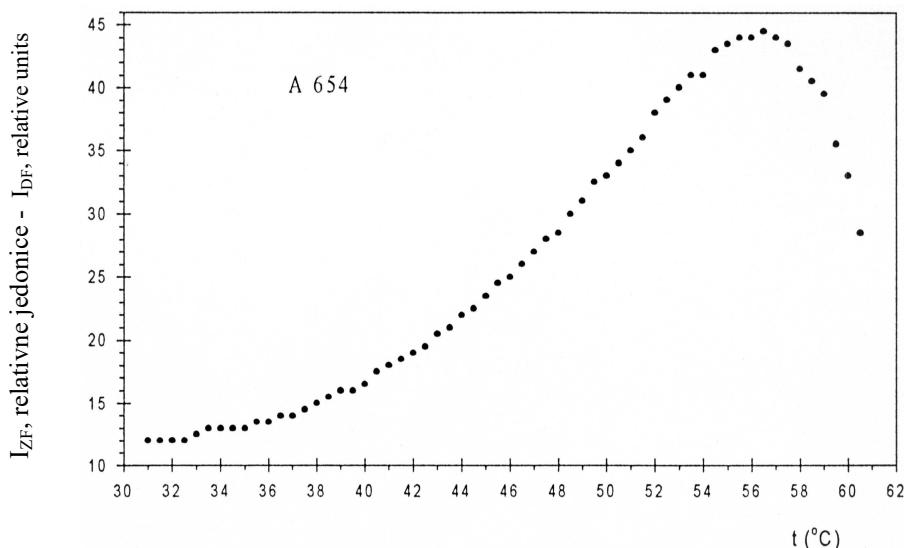
Changes of activation energy (Ea) and critical temperatures during thermal processes in thylakoid membranes of the intact leaf of the maize inbred lines A 671 and A 671 - air drought treatment for 24 hours.

A 671		A 671 - list držan na vazduhu 24 ^h A 671 - air drought treatment for 24 hours	
Ea (kJ/mol)	t (°C)	Ea (kJ/mol)	t (°C)
-	37,0	-	32,5
- 52,5	40,5	- 42,5	37,5
-92,0	43,0	-101,5	47,5
-143,5	45,5	- 6,5	49,0
-166,5	49,5	81,5	51,5
215,5	-	255,0	-

A 654. - Temperaturna zavisnost ove samooplodne linije kukuruza je postepenija, manje strma u rastućem delu intenziteta ZF hlorofila (Slika 7). Maksimalna vrednost intenziteta ZF hlorofila ne dostiže se oštrim vrhom, i postiže se

na 57°C . Daljim povećavanjem temperature intenzitet ZF hlorofila opada strmije (Slika 7).

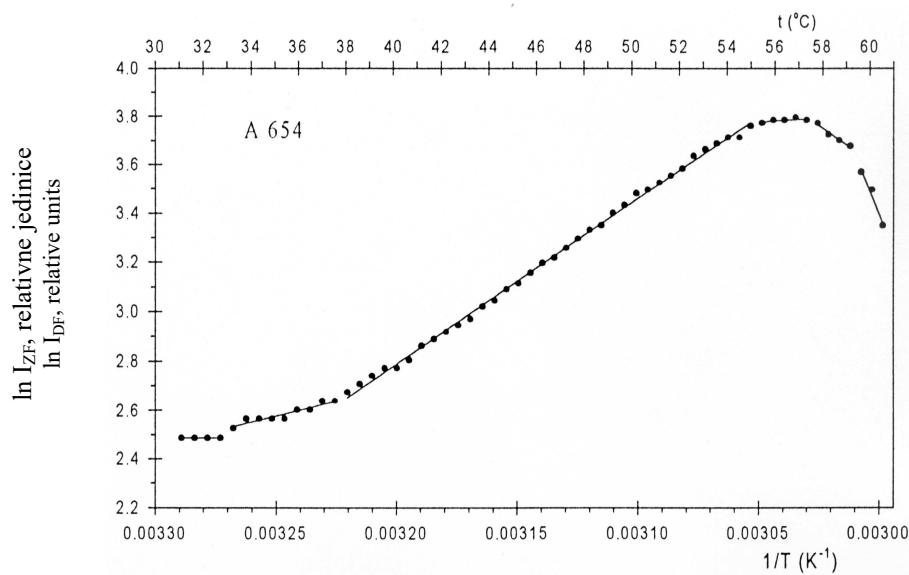
Arenijusovim postupkom linearizacije, dobijaju se četiri vrednosti za kritične temperature u rastućem delu intenziteta ZF hlorofila ($30,9; 38,0; 55,0$ i $57,5^{\circ}\text{C}$), a samo jedna vrednost za kritičnu temperaturu ($59,5^{\circ}\text{C}$) u opadajućem delu temperaturne zavisnosti (Slika 8, Tabela 3).



Slika 7. Promena intenziteta zakasnele fluorescencije hlorofila (I_{ZF}) termalnih procesa u zavisnosti od delovanja temperature u tilakoidnoj membrani intaktnog lista samooplodne linije kukuruza A 654
Changes of chlorophyll delayed fluorescence intensities (I_{ZF}) of thermal processes in dependence on temperature impacts in thylakoid membranes of the intact leaf of the maize inbred line A 654

Energije aktivacije, koje se odnose na rastuću temperaturnu zavisnost, imaju negativnu vrednost (-20,52; -55,42 i -6,16 kJ/mol), (Tabela 3). Ea, koje se odnose na opadajuću temperaturnu zavisnost, imaju pozitivne vrednosti (57,31 i 202,46 kJ/mol) (Tabela 3).

Temperaturnu zavisnost ZF hlorofila, kod proučavanih samooplodnih linija kukuruza, samo donekle karakterišu njena četiri tipična mesta - segmenti na termalnoj krivoj, Slika 2. Prvo tipično mesto tiče se najniže temperature na kojoj se zapaža prva promena intenziteta ZF hlorofila. Drugo tipično mesto odnosi se na linearnu monotonost i dinamiku rastućeg dela intenziteta ZF hlorofila. Treće tipično mesto održava manju ili veću zaobljenost maksimalnog intenziteta ZF hlorofila. I na kraju, četvrto tipično mesto odnosi se na linearnu monotonost i dinamiku opadajućeg dela intenziteta ZF hlorofila. Navedena, iako karakteristična mesta po uticaju temperature samo su nagovještaji mogućih struktturnih promena u tilakoidnoj



Slika 8. Arenijusov kriterijum za određivanje kritičnih temperatura koje uslovjavaju strukturne promene u tilakoidnoj membrani intaktnog lista samooplodne linije kukuruza A 654
Arrhenius plot for evaluation of critical temperatures that cause conformational changes in thylakoid membranes of the intact leaf of the maize inbred line A 654

Tabela 3. Promena energije aktivacije (Ea) i kritičnih temperatura za vreme termalnih procesa u tilakoidnoj membrani intaktnog lista samooplodne linije kukuruza A 654
Changes of activation energy (Ea) and critical temperatures during thermal processes in thylakoid membranes of the intact leaf of the maize inbred lines A 654

Ea (kJ/mol)	t (°C)
-	30,9
-20,52	38,0
-55,92	55,0
-6,16	57,5
57,31	59,5
202,46	-

membrani proučavanih samooplodnih linija kukuruza i ona su samo delimično obrađena u literaturi, *Vučinić i sar.*, 1982, *Radenović*, 1994, *Marković i sar.*, 1987.

Arenijusovim kriterijumom i linearizacijom temperaturne zavisnosti ZF hlorofila utvrđene su kritične temperature na kojima dolazi i do najmanjih strukturnih promena u tilakoidnoj membrani proučavanih samooplodnih linija kukuruza. Vrednosti kritičnih temperatura u °C, njihov broj i međusobna udaljenost karakterišu samooplodnu liniju kukuruza u odnosu na njenu otpornost i adaptivnost prema višim i visokim temperaturama, kao i prema suši. Arenijusov kriterijum zasnovan je na postojanju pravih linija. Svaka Arenijusova prava linija

reprezentuje energiju aktivacije (Ea). Mesto, gde se dve prave presecaju određeno je kritičnom temperaturom. Svakoj od kritičnih temperatura, prvo, prethodi jedna vrednost Ea, i zatim je još jedna vrednost Ea sledi, **Radenović**, 1985, 1997, **Marković i sar.**, 1993, 1996. Termalni procesi ZF hlorofila, kod svih proučavanih samooplodnih linija kukuruza, imaju negativne energije aktivacije i to samo u delu termalne krive sa rastućim intenzitetom ZF hlorofila (Slika 2a-d). Međutim, u delu termalne krive sa opadajućim intenzitetom ZF hlorofila energije aktivacije su pozitivne. Ovakve negativne energije aktivacije u termalnim procesima tilakoidne membrane samooplodnih linija kukuruza, prvi put se konstatuju u ovom radu. Pojava negativnih energija aktivacije, u rastućem delu termalne krive, objašnjava se time da, sa porastom temperature, dolazi do takvih, nekada manjih, nekada većih, strukturalnih promena kod molekula u tilakoidnoj membrani, usled kojih ti molekuli postaju reaktivniji, a time oni stiču novu energiju, koju koriste u rekombinacionom procesu nastajanja ZF hlorofila.

U opadajućem delu termalne krive, Ea je pozitivna, što se objašnjava identičnim načinom kakav je u svim hemijskim reakcijama. Naime, tilakoidne membrane su pretrpele značajne strukturne promene, posebno u delu termalne krive, posle nastanka maksimalne vrednosti intenziteta i njegovog naglog linearног pada. Ovakvo stanje, u tilakoidnoj membrani, mnogo više odgovara neživotu, nego životu organizma, kako po svojoj strukturi, tako i po svojim funkcijama. Prisustvo pozitivne energije aktivacije u ovakovom fotosintetičkom procesu potiče od sunčeve energije.

Sa žaljenjem možemo konstatovati da nema literature o ZF hlorofila intaktnih listova viših biljaka, koja bi sadržala rezultate sa pokazateljima za karakterisanje samooplodnih linija kukuruza u odnosu na njihovu otpornost i adaptivnost prema višim i visokim temperaturama, kao i prema suši. Literatura koja postoji, koja je inače korišćena pri pisanju ovoga rada, više se odnosi na procese i mehanizme nastajanja i odvijanja ZF hlorofila od interesa za biofizička, biohemijska i fiziološka istraživanja ukupnog fotosintetičkog procesa, **Jursinic**, 1986, **Kerečki i sar.**, 1986, **Marković i sar.**, 1987, 1993, 1999, **Radenović**, 1992, 1994, 1997. Ipak, u poslednjih nekoliko godina iz Instituta za kukuruz "Zemun Polje" pojavljuje se nekoliko radova koji menjaju napred izneto stanje, **Radenović i sar.**, 2000, 2001, 2002.

U ovom radu učinjen je napor da se iskoriste stečena znanja i višegodišnje iskustvo i da se utvrde parametri koji se primenjuju u procesima egzaktnijeg i racionalnijeg oplemenjivanja kukuruza. Bioluminescentni metod o ZF hlorofila je, sa naše strane, u potpunosti završen, a budući da je neinvazivan on je još više, ne samo originalan, nego i perspektivan u oblasti oplemenjivanja biljaka.

Zaključak

Na osnovu iznetih rezultata istraživanja i njihove diskusije može se konstatovati da ovaj metod o zakasneloj fluorescenciji hlorofila, kao neinvazivni

bioluminiscencki metod, kandiduje za primenu u oplemenjivanju i semenarstvu radi utvrđivanja ocene samooplodnih linija kukuruza na otpornost i adaptiranost prema višim i visokim temperaturama, kao i prema suši.

Utvrđene su termalne karakteristike fotosintetičkog aparata proučavanih samooplodnih linija kukuruza, i to:

- temperaturna zavisnost u opsegu 25°C-60°C,
- vrednosti za kritične temperature na kojima dolazi do manjih i većih strukturnih promena u tilakoidnim membranama,
- vrednosti za energije aktivacije (E_a , kJ/mol) duž pravih linija pre i posle pojave kritične temperature u termalnom procesu.

Utvrđena je različita monotonost u rastućem delu intenziteta termalne krive, što ukazuje na nejednaku otpornost i adaptiranost ispitivanih samooplodnih linija kukuruza prema višim i visokim temperaturama, kao i prema suši.

Proučavane samooplodne linije kukuruza u odnosu na njihovu otpornost prema višim i visokim temperaturama, kao i prema suši, rangiraju se na sledeći način:

- samooplodna linija kukuruza ZPPL 53 je nešto osetljivija prema visokim temperaturama
- samooplodna linija kukuruza A 671 je otpornija na sušu od linije ZPPL 53.
- pokazano je da je samooplodna linija kukuruza A 654 vrlo otporna prema visokim temperaturama.

Literatura

- Jursinic, P.** (1986): Delayed Fluorescence: Current Concepts and Status. In: Light Emission by Plants and Bacteria, ed. Govindjee, Amesz & Fork, Academic Press, Orlando, FL, USA, pp. 291-328.
- Kerečki, B., Lj. Zarić, M. Penčić i Č. Radenović** (1986): Neki pokazatelji otpornosti prema nepovolnjim temperaturama i njihova primena u selekciji kukuruza. U: Genetika i oplemenjivanje kukuruza, Beograd, Jugoslavija, str. 293-308.
- Marković, D., M. Jeremić i Č. Radenović** (1996): Zakasnela fluorescencija hlorofila. U: Savremena Biofizika, izd. Velarta, Beograd, Jugoslavija, str. 1-102.
- Marković, D., M. Jeremić, Č. Radenović and M. Schara** (1993): Irreversible structural changes in thylakoid membranes at high temperatures detection by luminescence and EPR. Gen. Physiol. Biophys. 12: 37-47.
- Marković, D., M. Jeremić, Č. Radenović and Ž. Vučinić** (1987): A study of temperature induced structural changes in photosynthetic system using delayed fluorescence. Journal Serb. Chem. Soc. 52: 331-336.
- Marković, D., Č. Radenović, L. Rafačlović, S. Žerajić, M. Jeremić and M. Marković** (1999): Temperature dependence of delayed fluorescence induction curve transients. Gen. Physiol. Biophys. 18: 257-267.
- Radenović, Č.** (1979): Neinvazivni bioluminescentni metod u principu i pojedinostima. Interna publikacija Instituta za kukuruz "Zemun Polje", Beograd, str. 1-23.

- Radenović, Č.** (1985): Boltzmanov izraz za aktivacionu energiju i njegova primena u biološkim sistemima. Interna publikacija Instituta za kukuruz "Zemun Polje", Beograd, str. 1-9.
- Radenović, Č.** (1992): Proučavanje fotoindukovane bioluminescencije kod lista kukuruza. Savrem. poljopr. **40** (6):15-38.
- Radenović, Č.** (1994): A study of delayed fluorescence in plant models: Photosynthetic transportation and membrane processes. Journal Serb. Chem. Soc. 59: 595-617.
- Radenović, Č.** (1997) Induction processes and activation energy of delayed chlorophyll fluorescence. Proceedings of Natural Sciences of Matica Srpska 93: 5-14.
- Radenović, Č., M. Babić, N. Delić, I. Šatarić i L. Kojić** (2002): Новый фотосинтетическо-биолуминисцентный метод в селекции кукурузы. Кукуруза и соя 4: 21-24.
- Radenović, Č. and M. Jeremić** (1996): The study of delayed light emission in plant models. Arch. Biol. Sci.48: 1-18.
- Radenović, Č., M. Jeremić i D. Marković** (1994a): Фотоиндукрованая биолюминисценция растений фотосинтетические, транспортные и мембранные процессы. Физиология и биохимия культурных растений 26: 419-433.
- Radenović, Č., M. Jeremić and D. Marković** (1994b): Delayed chlorophyll fluorescence in plant models. Photosynthetica 30: 1-24.
- Radenović, Č., I. Šatarić, I. Husić, M.M. Mišović, M. Filipović and L. Kojić** (2000): A study of functioning of thylakoid membranes in inbred lines of maize (*Zea mays* L.). Genetika **32** (3): 377-386.
- Radenović, Č., I. Šatarić, M. Ivanović i L. Kojić** (2001): Биолуминсцентный отзыв инбредных линий кукурузы (*Zea mays* L.) на температуру и засуху. Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук 4: 13-16.
- Strehler, L.B. and W. Arnold** (1951): Light production by green plants. J. Gen. Physiol. 34: 809-820.
- Veselovski, V.A. and T.V. Veselova** (1990): Luminescent Characteristics of Plants Photosynthetic Apparatus. In: Luminescence of Plants, ed. Nauka, Moscow, Russia, pp. 8-78.
- Vučinić, Ž., B. Nešić and Č. Radenović** (1982): Delayed fluorescence as an *in situ* probe of fluidity changes in maize photosynthetic apparatus. Period. biol. 84: 223-226.

Primljeno: 11.09.2002.

Odobreno: 18.09.2002.

* * *

Thermal Properties of Photosynthetic Apparatus in Maize Inbred Lines

- Original scientific paper -

Čedomir RADENOVIĆ, Nenad DELIĆ, Milosav BABIĆ,
Milovan PAVLOV and Dragojlo SELAKOVIĆ
Maize Research Institute, Zemun Polje, Belgrade-Zemun

S u m m a r y

The delayed chlorophyll fluorescence method was used to determine the following thermal properties of photosynthetic apparatus of the observed maize inbred lines: the temperature dependence within the range of 25-60°C, critical temperatures at which phase transitions occur in the thylakoid membrane, and by means of it, significant functional changes in the photosynthetic apparatus of these inbred lines were detected. Activation energies (E_a , kJ mol^{-1}) alongside the straight lines prior and after critical temperatures were calculated. E_a is a measure of occurrence of chlorophyll DF recombination processes and by that a measure of the total changes in structure and functioning of the thylakoid membranes.

Results and the discussion of presented parameters of total thermal processes of chlorophyll DF, such as: temperature dependence, critical temperatures and activation energy, can be an important factor for a more exact characterisation of maize inbred lines in relation to their resistance and adaptation to temperature and drought, contributing to a rapider and more rational development of the selection process.

Received: 11/09/2002
Accepted: 18/09/2002

Adresa autora:

Čedomir RADENOVIĆ
Institut za kukuruz "Zemun Polje"
Slobodana Bajića 1
11000 Beograd
Jugoslavija
e-mail: cradenovic@mrizp.co.yu