

Универзитет "Св. Кирил и Методиј"
Природно-математички факултет
Институт за биологија

Проф. д-р. Милто Мулев
(дополнувања С. Христовски)

РАСТИТЕЛНА ЕКОФИЗИОЛОГИЈА

Предавања за интерна употреба

Скопје, 2019 година

1. Вовед.....	5
2. Еколошки фактори	8
2.1 Закони на делување на еколошките фактори	10
3. Температурата како еколошки фактор	12
3.1 Влијание на температурата врз ртењето на семето	12
3.2 Влијание на температурата врз растот.....	13
3.3 Влијание на температурата врз фотосинтезата и дишењето	13
3.4 Термопериодизам.....	16
3.5 Стимулативно делување на ниските температури	16
3.6 Штетно влијание на ниските температури.....	17
3.7 Отпорност на растенијата кон екстремни температури.....	18
4. Животни форми на растенијата.....	19
5. Светлината како еколошки фактор.....	22
5.1 Физиолошко и еколошко значење на интензитетот на светлината врз развојот, растот и продукцијата на растителните организми.....	25
5.2 Фотопериодизам	27
6. Вода како еколошки фактор и нејзиното значење за растот, развојот и распространување на растенијата	29
6.1 Фракциски состав на водата во растителните клетки и ткива.....	29
6.2 Воден дефицит	33
6.3 Хидратура на растителните клетки и ткива	36
6.3.1 Физиолошко и еколошко значење на хидратурата за растителните организми	38
6.3.2 Физиолошко значење на хидратурата	39
6.3.3 Еколошко значење на хидратурата.....	40
6.3.4 Дневни и сезонски варирања на осмотските вредности на клеточниот сок.....	41
6.3.5 Осмотски спектар	45
6.3.6 Концентрација на клеточниот сок	45
6.4 Енергија на впивање (смукање).....	46
6.5 Транспирацијата како екофизиолошки параметар на водниот режим	48
6.5.1 Единици на мерење на транспирацијата	49
6.5.2 Дневна и годишна динамика на транспирацијата	50
6.5.3 Терморегулационо значење на транспирацијата.....	52
7. Еколошки форми на растенија во однос на водата	53
7.1 Хидрофити.....	53
7.2 Мезофити	53
7.3 Ксерофити.....	54
7.4 Влијание на хидротермичките услови на стаништето врз азотниот метаболизам и аминокиселинскиот состав во растителните клетки.....	56
8. Реакција на почвата (pH) како еколошки фактор и нејзино влијание врз растителноста.....	60

9.	Концентрација на течната фаза на почвата и влијание на растителноста	62
10.	Штетни еколошки фактори за растенијата	65
10.1	Штетно делување на прекумерна влажност	65
10.2	Штетно делување на водата во ерозијата на почвата	65
10.3	Еколошко значење на градот, мразот и снегот.....	65
10.4	Еколошко значење на ветерот.....	66
10.5	Јаглероден диоксид (CO ₂) како екофизиолошки фактор	66
10.6	Јаглерод моноксид (CO)	68
10.7	Сулфур диоксид (SO ₂)	68
10.8	Азотни оксиди (NO _x).....	71
10.9	Влијание на азот диоксидот (NO ₂) врз растенијата	72
10.10	Соединенија на флуор како штетни еколошки фактори за растителните организми	73
10.11	Озонот (O ₃) како штетен еколошки фактор за растенијата	75
10.12	Пероксиацетил нитрат (PAN) како штетен еколошки фактор за растителните организми	77
10.13	Хлор (Cl ₂) како штетен полутант за растенијата.....	77
10.14	Цврсти честички во атмосферскиот воздух и нивно влијание врз растителните организми	78
10.15	Кисели дождови и нивно влијание врз растенијата.....	81
11.	Биотички односи како еколошки фактори.....	83
12.	Примарна органска продукција.....	86
13.	Литература	92

1. ВОВЕД

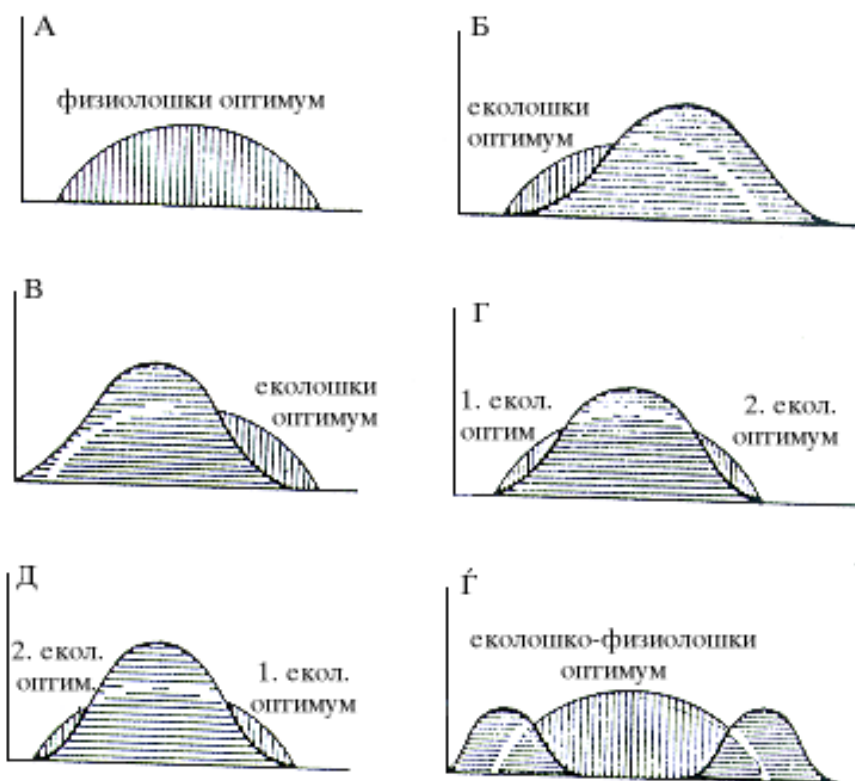
Растителната екофизиологија претставува современ дел од растителната екологија која во последните децении се развива многу брзо. Класичната екологија не посветуваше големо внимание на експерименталните истражувања. Единствено во првите децении од овој век таквите истражувања процедираат во екологијата. Екофизиологија е природно поврзана со растителната физиологија. Но сепак, потребно е да се нагласи дека таа е дисциплина која претставува дел од растителна екологија, без оглед на тоа што се служи со методите на растителната физиологија. Начелно земено, екофизиологија е еколошка област која ги проучува физиолошките процеси на растителните видови во природни услови на нивните станишта, тежејќи од една страна, нивната екологија да ја објасни со соодветни физиолошки специфичности и адаптации, а од друга страна нивните физиолошки процеси (нивниот карактер, интензитет и динамика) ги објасни со влијанието на конкретни надворешни услови на стаништето и со природата на нивните морфолошко-анатомски адаптации. Според Валтер основната разлика помеѓу физиологија или екологија со екофизиологија би било следното:

1. Физиологијата поради својата силна специјализација, повеќе е упатена во проучувањето на поодделни животни функции, што значи не го опфаќа растението како целина. Спротивно на тоа екофизиологот секогаш има во вид дека растението претставува единствен организам во кој сите делови меѓусебно се дополнуваат и условуваат и дека промените на факторите на средината влијаат не само на поедини функции туку растението реагира како целина.

2. Екофизиологијата ги проучува животните процеси на растенијата, не во лабораторија, туку во услови на надворешна средина. При тоа треба да се има предвид дека растенијата во природното станиште не се наоѓаат изолирани, туку во рамките на соодветни растителни заедници и екосистеми. Со тоа екофизиологот мора да смета на факторот конкуренција што не е случај во работата на физиологот. Бидејќи при екофизиолошките изучувања се јавува факторот конкуренција кој го условува манифестирањето на животните процеси на поодделните видови во рамките на растителната заедница, ќе укажеме на некои моменти во врска со тоа. Валтер разликува физиолошки и еколошки оптимум за животот на растенијата на некое станиште. Физиолошки оптимум може да се појави при отсуство на конкуренција, а еколошкиот оптимум е тесно поврзан со взаемните конкурентски односи помеѓу растенијата. Еколошкиот оптимум е условен не само од стаништето, туку и од присуството на соодветни конкуренти. Еколошкиот оптимум може силно да се менува не само поради промената на факторите на стаништето, туку и од составот и степенот на застапеноста на други растенија. Односите на еколошкиот и физиолошкиот оптимум за растенијата, односно манифестацијата на животните процеси при различен степен на изразеност на конкуренцијата, може да се илустрира по следната шема која ја дава Walter: Видовите кои растат во чиста култура, каде што е незначително изразена конкуренцијата, се наоѓаат во услови на физиолошки оптимум (А од шемата) Ако растението вегетира помешано со други видови, областа на нивното распространување силно се намалува. Голема застапеност или со други зборови еколошки оптимум на видот, во зависност од составот на конкурентите и степенот на изразеноста на конкурентските односи, се поместува на една или друга страна од физиолошкиот оптимум (Б, В).

Видот може да се карактеризира и со два еколошки оптимума (Г). Само во случај на поголема конкурентска способност во споредба со другите видови, соодветното растение стекнува доминантна положба и тогаш нивните физиолошки и

еколошки оптимуми се поклопуваат (Сл. 1: Д, Ѓ). Сепак областа на нивното распространување останува за нешто помала.



Сл. 1 Основни типови на односи на физиолошкиот и еколошкиот оптимум за растење на растенијата: А – при отсуство на конкуренција; Б-Г – во мешана култура (по Walter, 1970)

Конкурентската способност на видовите е многу сложена појава. Таа е детерминирана со целокупноста на морфолошките и физиолошките својства на видовите. Во тој поглед особено значајни се: брзина на растење и никнење на изданокот, карактерот на градбата на изданокот и кореновиот систем, ритам на развиток и траење на животот, интензитет на размножување и обновување, количина на продуцирано семе и начин на нивно распространување, а исто така потребите на растението кон различните фактори на стаништето. Ако се додаде и тоа дека растенијата во рамките на природните заедници често пати се подложени на меѓусебни хемиски влијанија (алелопатски односи), уште повеќе се истакнува сложеноста во проучувањето на еколошките карактеристики на растителните видови. Од изложеното може да се заклучи дека екофизиологијата како наука има три објекти на изучување и тоа: ги проучува физиолошките процеси кои се одвиваат кај растенијата пред се нивниот интензитет и динамика, го анализира стаништето односно условите во кои животните процеси на растенијата се одвиваат, и трето, ги изучува нивните анатомско-морфолошки специфичности.

Современите екофизиолошки изучувања, без оглед на тоа што секогаш се зема во предвид однесувањето на растенијата како комплексни биолошки системи, од практични причини тие се одвиваат на различни нивоа и тоа:

1. Изучување на субклеточно и клеточно ниво
2. Изучување на ниво на организам
3. Изучување на ценотичко ниво

Цитоекологијата има за цел изучување на промените во градбата на клетката и животните функции кои се одвиваат во неа под влијание на факторите на средината и последиците кои се јавуваат поради тоа врз животните манифестации на организмот

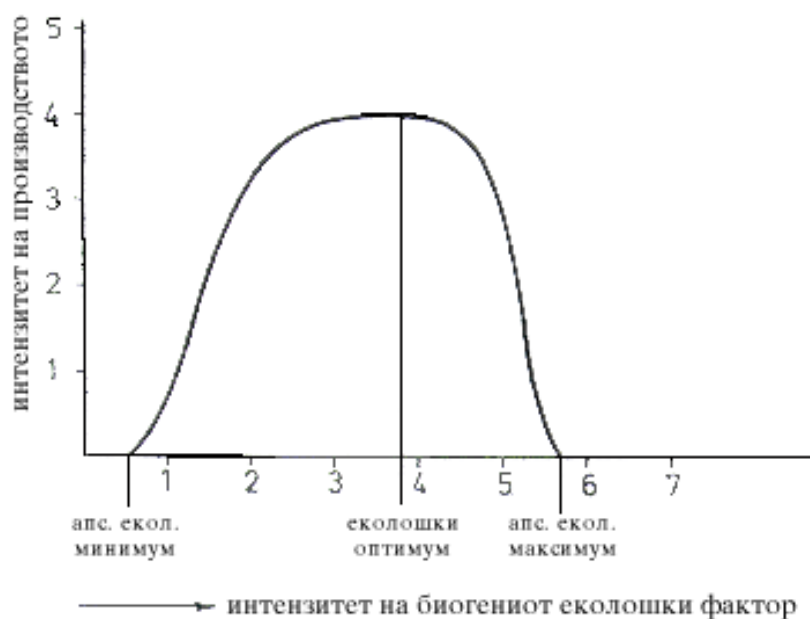
како целина. Организмите се прилагодуваат кон надворешната средина со целото свое битие. Адаптивниот ефект може да се постигне на различно ниво на организација на живите системи. Пример, ако растенијата кои живеат под сенка (сенкољубиви), се прилагодуваат во услови со прекумерна инсолација, вегетираат во приземниот кат на шумската заедница каде што тие се заштитени од другите растителни видови од погорните катови. Во тој случај таквото прилагодување се смета како ценотичко прилагодување. Ако таа цел се постигне со свиткување на лисните плочи, тогаш тоа е прилагодување на орган. Меѓутоа преместувањето на хлоропластите под влијание на силно осветлување покрај бочните ѕидови на клетката, претставува клеточно прилагодување.

Денес се смета дека отпорноста на растенијата кон високите температури се базира на својствата на протоплазмата да својата активност ја насочи во најпогоден правец во даден момент. Модерната цитоекологија е тесно поврзана со молекуларниот пристап при објаснувањето на сите појави на ниво на клетка. Прашањето за отпорноста на клетката кон разни фактори на надворешната средина се разгледува и од позицијата на молекуларната биологија. На пример, разбирливо е дека прашањето на однесувањето на растителните клетки кон ниски или високи температури или воден дефицит, не може да се разгледува без да се земе предвид степенот на отпорноста на белковините во протоплазмата кон тие фактори.

2. ЕКОЛОШКИ ФАКТОРИ

Еден од најважните и основни својства на организмите е приспособувањето односно адаптирање кон конкретни услови на живеење. Под услови на живеење се подразбира целокупноста на важните елементи на средината со кои организмот е во нераскинлива врска и без кои не може да живее. Тие елементи на средината се означени како еколошки фактори или пак фактори на надворешната средина. Еколошките фактори во животната средина дејствуваат комплексно и тие взаемно се условуваат, дополнуваат и променуваат. Во зависност од природата и специфичноста на дејствувањето, еколошките фактори можеме да ги поделиме на:

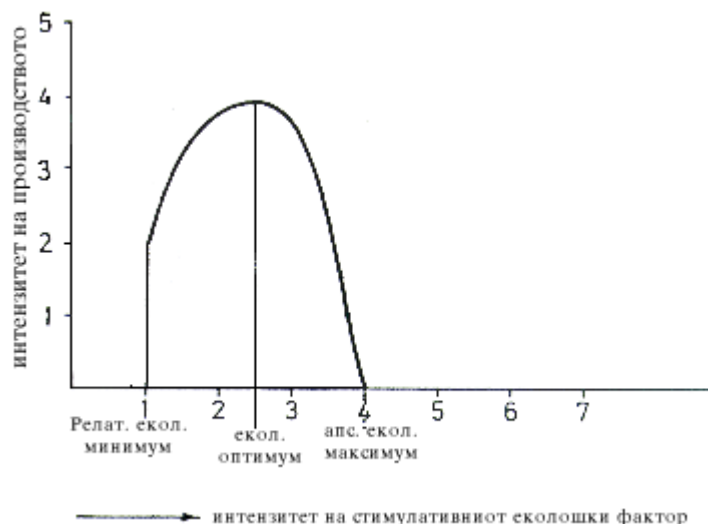
1. Биогени (неопходни)
2. Стимулативни (корисни)
3. Ноцидни (штетни)



Сл. 2 Крива на делување на биогените еколошки фактори (по Грачанин).

Дејствувањето на сите еколошки фактори зависи од концентрацијата во колку се работи за хемиски фактори, односно од интензитетот ако се работи за енергетски фактори. За сите еколошки фактори е заедничко својство да во одредена концентрација или интензитет делуваат депресивно односно штетно врз растот на растенијата и продукцијата на органска материја. Меѓутоа во поглед на делувањето на големината на концентрацијата и интензитетот, постои битна разлика помеѓу биогените, стимулативните и штетните еколошки фактори. Пример, ако се земат биогените фактори, тогаш во нивната функција, кривата за одвивањето на животот и продукцијата на растенијата има три кардинални точки: апсолутен еколошки минимум, оптимум и апсолутен еколошки максимум.

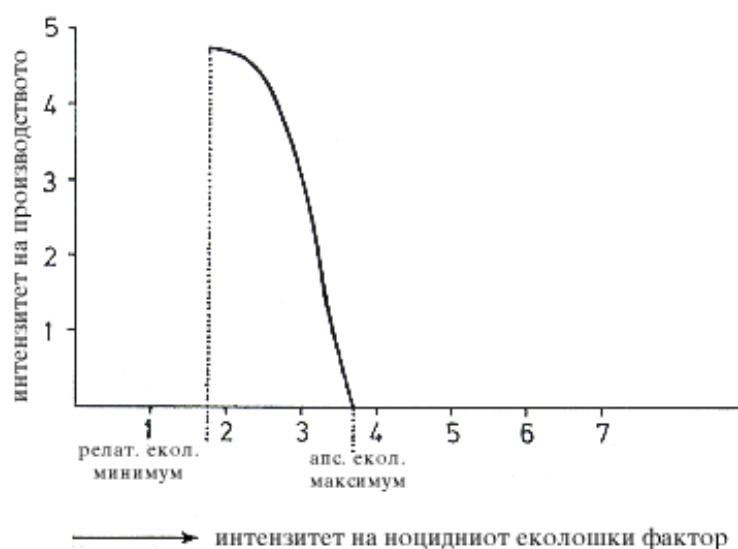
Точката на апсолутниот еколошки минимум (на апсцисата) е онаа минимална вредност на еколошкиот фактор од каде што почнува да делува врз растот и продукцијата. После таа точка (вредност), кривата покажува тенденција на растење се додека не го постигне еколошкиот оптимум кога растот и продукцијата бележат највисоки вредности. Со понатамошното зголемување на вредноста на биогениот фактор над оптималната вредност, кривата почнува да паѓа се до постигнување на апсолутниот еколошки максимум кога се прекратува растот и продукцијата.



Сл. 3 Крива на делување на стимулативните еколошки фактори

Кривата на растот и продукцијата во функција на стимулативните, односно корисните еколошки фактори се разликува од претходната по тоа што нема точка на апсолутен туку само на релативен еколошки минимум т.е. вредност од која стимулативниот фактор почнува поволно да влијае врз растот и продукцијата. Почнувајќи од таа точка, кривата расте се до оптимумот кога растението постигнува максимални вредности на растот и продукцијата, а потоа со понатамошното зголемување на интензитетот на стимулативниот фактор, кривата паѓа се до апсолутниот еколошки максимум кога продукцијата е еднаква на нула.

Кривата на раст и продукција во функција на штетното делување на ноцидниот еколошки фактор има само две точки и тоа релативен еколошки минимум, од која точка вредностите трајно паѓаат во корелација со зголемувањето на интензитетот или концентрацијата на штетниот еколошки фактор и тоа сè до точката на апсолутниот еколошки максимум кога продукцијата во потполност е прекратена.



Сл. 4 Крива на делување на ноцидните еколошки фактори

Секако дека апсолутните и релативните минимуми, оптимуми и апсолутните максимуми не претставуваат константни величини, туку зависат од генетските својства на поодделните растителни видови, сорти и др., фенофазите на нивниот развој, како и од констелацијата на останатите еколошки фактори. Пример, еколошкото влијание на температурата зависи од влажноста на воздухот и почвата, влијанието на магнезиумовиот јон зависи од концентрацијата на калциумовиот јон итн.

2.1 Закони на делување на еколошките фактори

Познато е дека секој растителен вид се развива спонтано од семе и дека секој растителен вид си има своја посебна морфолошка градба со која се разликува од другите, создава плодови кои по својата големина, форма, хемиски состав, вкус и други својства се специфични. Според тоа сите овие факти зборуваат дека со растот, развојот и продукцијата на растенијата мора да владеат некои физиолошко-еколошки закони. Некои од тие закони кои науката ги има откриено се:

1. Законот за развојот, растот и продукција кај растенијата. Според овој закон, растот, развојот и продукцијата на растенијата се условени од сопствената енергија и со материја и енергија кои потекнуваат од надворешната средина.

2. Закони на делувањето на еколошките фактори кои се однесуваат на следното:

а) Влијанието на надворешните (еколошки) фактори се исполнуваат во граници кои за растот, развојот и продукцијата ги поставуваат внатрешни (генетски) фактори.

Способноста на растителните видови во однос на растот и продукцијата во квалитативен или во квантитативен поглед е одредена од генетските фактори односно со нивниот генетски потенцијал. Тие фактори, на пример, одлучуваат да пченицата не може да израсне како топола или пак да донесува плодови големи како јаболко. Меѓутоа, човекот со примена на агротехнички мерки и селекција успеал да добие високопродуктивни сорти, но во зрното на пченицата секогаш се акумулираат во поголеми количини јаглехидрати, а во семето на сончогледот масла и т.н.

б) Границите на растот, развојот и продукцијата во функција на еколошките фактори, се одредени со апсолутниот еколошки минимум на сите биогени фактори и со апсолутниот еколошки максимум на сите еколошки фактори воопшто.

Потенцијалните генетски способности на растителните видови не можат да се реализираат во отсуство на надворешните еколошки фактори или пак во отсуство на било кој биоген фактор. Според тоа, од интензитетот и квалитетот на еколошките фактори зависи во која мерка ќе се реализира потенцијалната способност на растителните видови во однос на развојот, растот и продукцијата.

Во 1940 година, германскиот истражувач Либих, на основа експериментални истражувања го формулира *законот за минимумот*, по кој реколтата на земјоделското производство е лимитирана од хемискиот елемент кој во почвата се наоѓа во најниска (најнеблагопријатна) концентрација. Законот на Либих има ред недостатоци, и важи само за хемиските елементи, а не е општа законитост и е значаен најмногу за стационарни, контролирани услови.

Тој закон ги занемарува сложените еколошки услови, взаемното влијание (констелацијата) меѓу факторите, во случај кога максимална концентрација на еден елемент може да ја промени неопходната минимална концентрација на друг елемент. Законот на минимумот не може да се примени за биотичките фактори. Како резултат на дополнувањата на овој закон особено со законот за издржливоста на Шелфорд, а покасно на Тејлор, законот започнува да се сфаќа пошироко и се зборува за лимитирачки фактори. Било кој надворешен фактор чии вредности достигнуваат или се доближуваат до границите на издржливоста, било да е во правец на минимумот или максимумот, станува лимитирачки фактор за одреден вид во одредена ситуација за неговата појава и функција. Сите фактори на средината, врз организмот делуваат истовремено и не како проста сума туку како комплексен взаемнодејствувачки систем.

Поради тоа, ефектот на дејството на еден фактор зависи и од другите фактори. Факторите на средината кои се најоддалечени од оптимумот, најмногу го отежнуваат опстанокот на видот. На угинување е подложен видот и тогаш кога другите еколошки фактори се благопријатни, но еден од нив излегува надвор од границите на критичните точки. Според тоа, концентрација или интензитетот на еден фактор кој е близу до границите на издржливоста на еден организам или вид се означува како *ограничувачки или лимитирачки фактор*.

Секој фактор посебно не покажува исто влијание на различните функции на организмот. Пример: при иста вредност на температурниот фактор, оптималните зони на критичните максимални точки на два взаемно поврзани процеси во растението како што се фотосинтезата и дишењето се разликуваат. Оптимална температура за фотосинтетскиот процес е пониска од истата за дишењето.

Поодделните еколошки фактори различно влијаат врз растенијата и тоа во зависност од природниот карактер и интензитет. Растенијата од своја страна исто така реагираат на тие фактори различно. Нееднаквото владеење на растителните видови кон поедини еколошки фактори се препишува на разликите во хомеостатските механизми, односно способност на резистенција или прилагодување кон различен интензитет на еколошкиот фактор. Пример: ако одгледуваме растенија во супстрат кој е екстремно кисел или екстремно базичен, ќе видиме дека различните видови нееднакво реагираат, меѓутоа сите настојуваат да си ја задржат својата физиолошка реакција. Пример: благодарение на хомеостатските механизми *Begonia rex*, која има екстремно ацидна физиолошка реакција (околу 1,9), настојува да ја запази и тогаш кога вегетира во почва каде што еколошката реакција изнесува 7,5-8,0. Единствено кога ацидитетот или алкалитетот на хранливата средина преминува одредена граница и предизвикува оштетување на клетките, растението ја менува физиолошката реакција, а и тогаш многу чувствително. Се претпоставува дека секоја промена на интензитетот на еколошките фактори предизвикува оптоварување на организмот, т.е. условува промени во физиолошката состојба. Секое растение или секоја клетка се спротивставува на промените на физиолошката состојба со поголем или со помал успех.

Сели (Selye) во 1936 година го вовеле поимот *стрес*, под кој ги подразбира целокупните состојби на организмот кои отстапуваат од нормалната состојба, а кои го оптоваруваат организмот и тоа така што не го загрозуваат животот непосредно туку само ги оптоваруваат животните функции. Организмот со своите хомеостатски механизми се бори против стресот кој визуелно често не може да се констатира бидејќи промените се однесуваат само на одделни физиолошки процеси или одделни ензимски активности.

Во природни услови, поради голем број еколошки фактори со различен интензитет, нивното влијание е толку испреплетено, да често пати е тешко да се процени колкав е учинокот на поодделните фактори врз развојот на растението, популацијата, заедницата или целиот екосистем. Поради тоа, екологијата се труди да го проучи значењето на поедини фактори врз животот на секој поединечен организам, како би се проценило што е можно поточно за нивната улога во одредена еколошка средина, заедница или екосистем.

3. ТЕМПЕРАТУРАТА КАКО ЕКОЛОШКИ ФАКТОР

Температурата е општ еколошки и физиолошки фактор бидејќи целокупните животни процеси на растенијата како што се синтеза, респирација, сорпција, репродукција и др., зависат од температурата. Таа е фактор кој поставува релативно тесни граници на живот кои се сепак многу различни за поодделните видови, популации, заедници и екосистеми. Надвор од тие граници не постои живот. Ако животот го претставиме на графички приказ во функција на температурата, тогаш апсолутниот еколошки минимум би лежел некаде на околу -270°C , а апсолутниот максимум на 100°C . Некои посебни форми на растенија (криптогами) не угинуваат ни при апсолутен минимум, но сигурно е дека при таква температура тие не покажуваат животни манифестации. Поголемиот дел од растителните видови живеат во многу потесни температурни граници, особено вишите копнени растенија кои вегетираат на температурни интервали од околу 0 до 50°C , а многу поретко надвор од овие граници (Пример, *Larix* во Сибир вегетира на -70°C). Најшироки температури амплитуди поднесуваат нижите организми како што се бактериите и алгите. Долните температурни граници особено се ниски кај растенија кои можат да живеат подолго време во стадиум на мирување (анабиоза) како што се семињата и спорите и др. Рускиот микробиолог Омељанскиј изолирал и вратил во живот микроба од слузта во сурлата на мамутот која 1000 години се наоѓала во смрзната состојба. Исто така Каптарев од смрзната почва изолирал некои зелени нижи растенија, пред се дијатомеи и хифи од некои габи, а Красилников микроби кои и после повеќе илјади години не ја изгубиле својата виталност. Тоа значи дека растенијата многу подобро ги поднесуваат ниските температури, отколку високите. Пример, над 50°C кај вишите растенија се забележуваат промени и тие пропаѓаат, а некои пустински растенија поднесуваат температура од $60-70^{\circ}\text{C}$, модрозелените алги од $70-90^{\circ}\text{C}$ и т.н.

За сите растителни видови, подвидови, вариетети и чисти линии постојат критични максимални и минимални температури при кои угинуваат цели растенија или одделни органи. Пример, *Bellis perenis* и *Primula vulgaris* презимуваат во смрзната состојба и кога ќе се стопи снегот тие цветаат. *Nicotiana tabacum* угинува на $+2-3^{\circ}\text{C}$, афричката темјанушка пропаѓа на $+10^{\circ}\text{C}$. Во поглед на ниските температури, нашите културните растенија се доста осетливи. Минималната температура за пченицата и ржта е -14°C до -20°C , детелината угинува на -10°C , леќата на -5°C до -6°C , компирот на -3°C до -6°C , тиквата на $-1,5^{\circ}\text{C}$. Многу отпорни на ниски температури се некои наши овошни дрвја како што се сливата (-20°C до -38°C), крушата и јаблукото (од -38°C до -40°C). Критичниот минимум зависи од состојбата, односно од фазниот развој на растението. Пупките кои мируваат поднесуваат многу пониски температури отколку дрвјата во фаза на цветање и носење на плод. Истото важи и за високите температури.

3.1 Влијание на температурата врз ртењето на семето

За 'ртење на семето кај различните растителни видови, постојат температурни минимуми, максимуми и оптимуми. Ако се засее семе од пченка во влажна почва со температура од 5°C , тоа ќе набабри но нема да 'рти. Во истата почва на оваа температура семе од пченица или јачмен ќе изрти. За 'ртењето на пченката е потребно температурата да биде над 10°C . Во умерените климатски зони, минималните температури за ртењето на семињата од житарките варираат од -5 до 0°C , оптималните од $20-25^{\circ}\text{C}$, а максималните околу 30°C додека тропските растенија, како што се орхидеите и кактусовите палми, 'ртат само на температура од 30°C . Медитеранските

видови често пати 'ртат во зима при пониска температура бидејќи во тој временски период стои на располагање соодветна количина вода во почвата.

3.2 Влијание на температурата врз растот

Слично на другите фази од развојот на растенијата, и за растот постојат температурни минимуми, максимуми и оптимуми кои за поодделните растителни видови се специфични. Според податоците на Кларк, прирастот на хипокотилите на грашокот на температура од 14,1 °C изнесува 5 mm дневно, на 18 °C - 8 mm, на 26,6 °C - 54 mm, а на 36,5 °C - 9 mm.

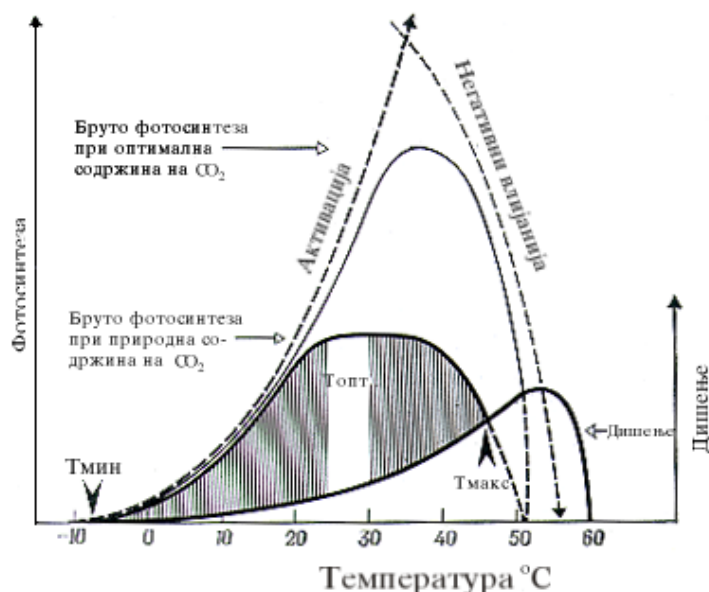
3.3 Влијание на температурата врз фотосинтезата и дишењето

Фотосинтезата како физиолошки процес претставува основа за продукција на примарна органска материја. Овој процес има потреба од повисока температура во споредба со 'ртењето. Кардиналните температурни точки на фотосинтетскиот процес се условени од сложени меѓусебно испреплетени механизми. Минимумот обично се совпаѓа со мрзнењето на ткивата додека максимумот е за неколку (2-12) степени под леталната температура.

Фотосинтезата, односно продукција на биомаса кај растителните организми е зависна од односот помеѓу асимилацијата и респирацијата. Оптималните температурни интервали на фотосинтетскиот процес кај растенијата кои вегетираат во различни климатски подрачја (поладни или потопли), се формирани во рамките на температурната толерантност на видовите стекната во адаптациониот период. За секој растителен вид постои температурен минимум, оптимум и температурен максимум на нетофотосинтезата. Оптимална област на температурата за нетофотосинтезата се смета онаа температура при која таа достигнува повеќе од 90% од својата максимална вредност. Температурниот оптимум на нетофотосинтезата е потесен отколку оптималниот интервал на температурата за активноста на важните ферменти кои учествуваат во анаболитичките и катаболитичките процеси. За време кога брутофотосинтезата е сеуште блиска до максимумот, интензитетот на дишењето се засилува (како резултат на тоа што температурниот максимум на дишењето е повисок од истиот на фотосинтезата) и ја снижува чистата продукција.

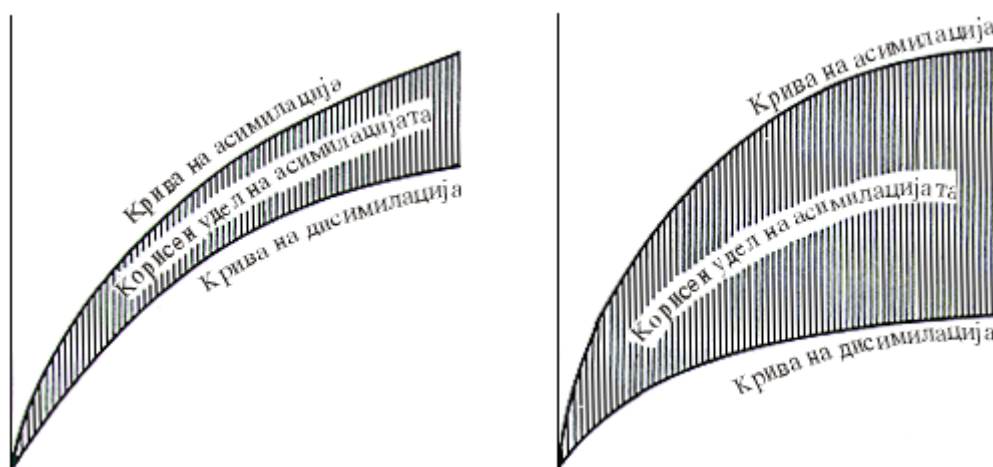
Кај дикотилните тревести растенија кои вегетираат во жешки и суви предели, оптималната продуктивност лежи при температура од 30 °C, а во поедини случаи и при 50 °C, што значи е многу висока. Кај растителни видови кои вегетираат на засенчени станишта (сенкољубиви), каде што ретко паѓаат директните сончеви зраци и помалку се загреваат во споредба со растенија на сончеви станишта, имаат температурен оптимум на нетофотосинтезата на околу 10-20 °C. Истото се однесува и за растителни видови кои рано цветаат или вегетираат на високопланински области, односно во предели со ниски средни температури на воздухот. Спротивно на нив, кај тревести растителни видови кои вегетираат на полна дневна светлина (светлољубиви), а исто така и кај дрвенести видови во потоплите предели, достигнуваат највисока продуктивност на фотосинтезата на температура помеѓу 20 и 30 °C.

Кај сукулентните растенија, пред сè, кај кактусите, температурата за време на светлиот период од денот нема особено значење за интензитетот на фотосинтезата. Напротив, темната фиксација на CO₂ е зависна од температурата и попогодни се ниските температури. Оптимална област за темната фиксација на CO₂ кај овие растенија лежи помеѓу 5 и 15 °C, а повисока температура од 25 °C ја прекратува фотосинтезата.



Сл. 5 шема за зависноста на фотосинтезата и дишењето од температурата. Бруто фотосинтезата расте благодарение на температурната активација на ферментите коишто учествуваат во тој процес до таа мера што надоволното присуство на CO_2 и негативните влијанија (на пример: некоординирано дејство на ферментите не доведуваат до престанок на фотосинтезата. Дишењето експоненцијално расте во поширок температурен дијапазон и остро прекинува при високи температури коишто ја повредуваат и протоплазмата. Разликата меѓу бруто фотосинтезата и дишењето го определува нивото на нето фотосинтезата (шрафираната површина) и положбата на температурниот минимум (Тмин), температурниот оптимум (Топт) и температурниот максимум (Тмакс).

арктичките популации на поголема географска ширина, оптималната температура за фотосинтезата е пониска од 20°C . Над оваа температура интензитетот на фотосинтезата се намалува. Истиот вид во планински популации во умерениот појас се одликува со повисок температурен оптимум на фотосинтезата кој се наоѓа на околу 25°C . Кај популациите на *Betula pendula* на 1900 м.н.в., оптималната температура на фотосинтезата е на околу 14°C , а на 600 м.н.в. е 17°C .



Сл. 6 Продуктивност на асимилацијата (по Грачанин)

Лишаите, и високопланинските и поларните, се приспособени на ладна клима. Оптимумот на нето фотосинтезата при ниски температури е својствен и за лишаите од потопли предели па дури и за жешките и суви пустини. Кај нив, ова приспособување има еколошко значење бидејќи лишаите се способни ефективно да асимилираат само при добра снабденост со вода т.е. после навлаженост од дождовите или росата и при висока релативна влажност на воздухот. Овие услови се сретнуваат само при поладно време или рано наутро. Во интензитетот на фотосинтетскиот процес може да постојат разлики и кај еден ист вид, ако тој вегетира во популации кои се разликуваат по животните услови односно температурни услови. На пример, кај *Thalictrum alpinum* во

Кај вишите растенија, горната температурна граница за нетофотосинтезата е температурната компензациона точка, односно температурата при која двата спротивни физиолошки процеси, фотосинтезата и дишењето се одвиваат со еднаков интензитет. За разлика од фотосинтетскиот процес, респирацијата се одвива непрекинато и преку денот и преку ноќта, чиј интензитет се зголемува со зголемувањето на температурата. Ако температурата ја постигне компензационата точка, вредноста на нето продукцијата е еднаква на нула. Над оваа температура доминираат деградациските процеси при што се постигнува еден максимален активен врв, после кој следува депресија, а на крај на околу 50 °C настапува смрт на организмот. Поради тоа за добивање на позитивен биланс на органска нето продукција, значајни се ноќните заладувања после жешките денски температури кои условуваат намалување на интензитетот на дишењето.

Ниските температури, особено континуираните ноќни, го забавуваат растењето. Во ладните, особено високопланинските предели, добро се забележува постепено преминување на растителноста во нискорастечка односно цуцеста вегетација. Во снежните региони каде и за време на летото ноќите се ладни, а површинските воздушни слоеви достигнуваат температура блиска до точката на мрзнење, се забележуваат краткостеблени, густо олиснати цуцести форми.

Преовладува мислење дека растенијата за својот нормален развој имаат потреба не само од одредени температури во однос на висината во текот на вегетацискиот период, туку и одреден квантум на топлина. Тој квантум во праксата се одредува така што се собираат средните температури на сите денови во вегетацискиот период. Добиената вредност се означува како *вегетациска термичка константа* (според Стељанинов). Таа вредност кај различните растителни видови доста варира.

есенска пченица	2563-3778 °C
јачмен	700-2500 °C
пченка	2500-3000 °C
компир	1500-3000 °C

Меѓутоа, ваквите зборови на температурата се употребуваат само за груба проценка и се доста апроксимативни. Температурната толерантност е во зависност и од онтогенетскиот фазен развој и поради тоа, дадениот температурен збир во текот на вегетацијата не покажува секогаш взаемна поврзаност помеѓу развојот, растот и распространувањето ни во случај кога температурата е ограничувачки фактор. Подобра прегледност може да се добие ако температурните потреби (термичка константа) ги дадеме поодделно за различните развојни фази.

Од еколошка гледна точка од особено значење за нормален раст и развој на растителните организми е динамиката (одот) на температурата во текот на вегетацискиот период. Таа динамика мора да биде таква да може да овозможи правилен редослед на фазниот развој на растенијата. Не вреди поволна температура при ртењето и класењето, ако е неповолна за време на зреењето на плодовите, ако тие се размножуваат со семе. Таквите растенија "мора" да исчезнат од заедницата. Спротивно на тоа, други видови на кои им е температурата поволна или кои имаат пократок вегетациски период, или пак се размножуваат вегетативно, можат да се одржат во заедницата. Ниту во една фаза од развојот температурите не смеат да паднат под апсолутните минимуми потребни за животот или пак да пораснат над еколошкиот максимум кој ги лимитира фазните процеси. Ако во одреден крај владеат мразеви или пак почнуваат во раната есен, тогаш во тие краеве не ќе може да се одржат растенија кои не поднесуваат такви температури, а имаат долг вегетациски период.

3.4 Термопериодизам

Растителните организми се поиклотермни, односно нивната телесна температура трајно се менува во текот на денот и годината. Постои на некои начин дневна и годишна ритмика на температурата на растителните видови. Во текот на денот од утринските часови кон попладневните, како расте температурата на надворешната средина се зголемува и температурата на растителниот организам, за да во ноќните часови ги постигне минималните вредности. Таков ритам постои и во текот на годината почнувајќи од раната пролет низ летото, есента па до зимата. Според тоа, растенијата го пратат повеќе или помалку ритмот на климатските прилики на одделни подрачја, иако температурата на растенијата не е исклучиво зависна од температурата на атмосферата. Дневниот и сезонскиот од на температурата влијае на ред физиолошки процеси. Флукуацијата на температурата во текот на животот на растенијата е од голема корист за развојот и продукцијата на растенијата. Експериментално е докажано дека семињата на некои видови како што се *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis* и др., многу побрзо 'ртат ако температурата не е константна. Елонгацијата на стеблото и формирање на плодови кај *Solanum lycopersicum* многу побрзо протекува на променливи температури, отколку на константни. Производството на сува материја, е многу поголемо кога растението се одгледува на дневна температура од 26,5 °C, а ноќна од 17,19 °C, отколку кога температурата била константна односно постојано 26,5 °C. Таквата појава да растенијата реагираат на флукуацијата на температурата, се означува како *термопериодизам*. Сите ефекти на температурните разлики помеѓу светлите и темните периоди во животот на растенијата без оглед на тоа дали се работи за стадиум на цветање, зреење на плодови или раст воопшто, според Вент се означува како термопериодизам.

Појавата на термопериодизмот сè уште со точност не може да се објасни, меѓутоа поволното влијание на флукуацијата на температурата врз продукцијата, можеме да ја објасниме со температурните оптимуми на двата спротивни физиолошки процеси т.е. фотосинтезата и дишењето. Билансот на продукцијата на сува материја е многу поповолен при високи дневни и ниски ноќни температури отколку при трајни високи дневни и ноќни температури.

3.5 Стимулативно делување на ниските температури

Ниските температури понекогаш се неопходни за нормалниот развој и раст на растителните организми. На пример, праската мора да помине околу 400 часови на температура помала од 7 °C, а јабољкото уште повеќе за да можат цветните пупки покасно нормално да се развиваат и растат. Се смета дека ниските температури имаат стимулативно дејство и при создавањето на цветните пупки. Семето на некои растенија мора да остане 1-2 месеци на ладно и влажно место на температура од -1 до + 2 °C за да постигне добра 'ртливост. Во праксата овој процес е познат како *стратификација* на семе кој обично го користат овоштарите. Кај некои растенија семето мора да помине два ладни периода. Очигледно е дека се работи за некои развојни стадиуми во кои семето мора да помине низ период со ниски температури. Типичен пример за таквата појава е озимата (есенската) пченица. Во случај да биде засеана напролет, таа нема да цвета туку го продолжува својот вегетатиски период и до касно лето но клас нема да формира. Меѓутоа, ако влажно семе од есенска пченица го ставиме во ладилник да стои две недели на температура од - 1 до 2 °C, а потоа се суши до постигнување на нормална влажност, во тој случај, ако биде посеано во пролетта ќе се развива нормално како да е пролетна пченица што значи ќе формира клас. Во праксата овој процес е познат како *јаровизација* или *вернализација* на семето и се искористува за сеење на есенската

пченица напролет во случај кога по било кои причини (лоши климатски услови, немање време или други проблеми) не може да биде посеана во есенскиот период. Експериментално е докажано дека за вернализацијата е одговорен ембрионот што може да се докаже на микроскопски препарат со употреба на 5% раствор на железен хлорид.

3.6 Штетно влијание на ниските температури

Екстремно ниските температури, покрај тоа што ги условуваат животните процеси, можат да доведат до потполно или делумно угинување на одделни органи на растението или да настане смрт на цело растение. Поедини популации може да исчезнат или да се намали нивната компетициска способност. Од еколошки аспект од големо значење се не само апсолутните вредности на ниските температури туку и неговото времетраење и честина. На основа досегашните истражувања, може да се заклучи дека штетното делување на ниските температури се одразува во:

- ◆ Десикација (сушење) на протоплазмата
- ◆ Коагулација (згрутчување) на плазматските колоиди и зголемување на концентрацијата на клеточниот сок
- ◆ Механичко оштетување на ткивата или цели органи

Со постепеното снижување на температурата, водата во клетката го намалува својот волумен се до температура од $+4^{\circ}\text{C}$, а истовремено се намалува обемот односно содржината на клетката. Со понатамошното ладење, клеточната вода го зголемува својот обеом додека клетката и понатака настојува да го намалува обемот. Како резултат на тоа водата ја напушта клетката, која доаѓа до интерцелуларите или пак, избива на површината на органите. Ако температурата падне под 0°C , истиснатата вода смрзнува со што се создава леден костур околу клетката или органот кој уште повеќе ја впира водата од протопластот со што настанува негово сушење, односно коагулација на плазматичните белковини и зголемување на концентрацијата на клеточниот сок.

Всушност, настануваат значајни физичко-хемиски промени во состојбата на живата содржина на клетката односно се уништува семипермеабилноста на клеточните мембрани со што клеточниот сок слободно навлегува во цитоплазмата, ги раствора органелите во кои спаѓаат и хлоропластите, а како резултат на тоа листовите добиваат смеѓа боја што претставува сигурна дијагноза за смрт на ткивата или органите. Од таквите растителни органи со нивно потиснување водата тече како од сунгер поради уништувањето на семипермеабилноста на мембраните. Во случај да ткивата или органите поднесуваат таква концентрација на клеточниот сок и не се одмрзнуваат нагло, тогаш клетките постепено упиваат вода па може да останат во живот.

По мислењето на Максимов, ниските температури не влијаат на механичкото оштетување на клеточните мембрани бидејќи кристали од мраз не се создаваат во внатрешноста на клетката туку во меѓуклеточните простори и растенијата кои угинуваат од ниски температури имаат неповредени клеточни сидови. Механички оштетувања кај растенијата можно е да настанат во случај да замрзне површинскиот слој на почвата. Тогаш волуменот на почвата се зголемува со што површинскиот слој се подигнува, а со тоа се подигнува и кореновиот систем, а како резултат на тоа се кинат најнежните корења, односно кореновите влакненца со кои се врши апсорпција на хранливи материи.

Штетното влијание на високите температури кај растителните организми е слично на она кај ниските температури односно губење на вода, намалување на тургорот, десикација на протоплазмата, коагулација на белковините и т.н.

3.7 Отпорност на растенијата кон екстремни температури

За отпорноста на растенијата како кон ниските, така и кон високите температури постојат два вида механизми:

- ◆ Толерантност и резистенција кон екстремни температури
- ◆ Поседување на одбранбени механизми

При екстремно високи или ниски температури протоплазмата донекаде е резистентна против коагулација на белковините. Тоа својство често пати го обезбедува со високата јонска концентрација и осмотски активни материи во клеточниот сок. Отпорноста во голема мерка зависи од развојниот стадиум на растението. Младите активни органи и ткива се послабо отпорни отколку постарите или од тие кои се наоѓаат во стадиум на мирување. Отпорноста на растенијата било кон ниски или високи температури зависи и од физиолошката состојба. Органи со помала содржина на вода се многу поотпорни отколку органи со висока содржина на вода. На пример, семе со 15-20% вода погинува на 75 °C, додека семе сушено во ексикатор во присуство на H₂SO₄ или CaCl₂ може да поднесе за кратко време температура од 100-120 °C.

Одбранбените механизми против високите температури, делумно се од морфолошка, а делумно од физиолошка природа.

Од физиолошка природа, се на пример: висока концентрација на осмотски активни материи во клеточниот сок, физиолошка состојба на растението, интензитет на транспирација и др.

Од морфолошка природа: светли, бели и мазни листови, положба на листовите паралелно со сончевите зраци (еукалиптусови шуми), заштита на пупките и камбиумот со специјални ткива кои ги обвиткуваат (во саваните и медитеранските макии каде пожарите се доста чести) и др.

4. ЖИВОТНИ ФОРМИ НА РАСТЕНИЈАТА

Разни автори, пред многу години се обиделе да ги класифицираат растенијата во животни форми и тоа почнувајќи од Хумболт, Гризебах и Кернер кои класификацијата ја засновале на физиономијата на растенијата. Нешто е помодерно сфаќањето на животните форми од истражувачите како што се Друде и Варминг кои како основа во класифицирањето на животните форми ја земаат во предвид формата на вегетативното тело на растението адаптирано на конкретни услови на стаништето.

Најприфатлива класификација на животни форми на растенијата е таа која ја дава Раункиер. Оваа поделба се базира на начинот на преживувањето на растенијата за време на неповолните годишни периоди, односно положбата на пупките кои служат за обновување на органите во однос на површината на почвата. Според положбата на органите и различниот начин на адаптирање за преживување во неповолните годишни периоди било да се работи за ниски или високи температури, односно растителните видови распространети во умерените и ладните климатски зони или пак во суптропските области каде се присутни изразито високи температури, Раункиер ги класифицира во неколку групи:

1. *Фанерофити* (Phanerophyta)

Кај оваа група растенија за време на неповолните годишни периоди пупките се наоѓаат слободни на гранките во воздушниот простор на помала или поголема висина почнувајќи од површината на почвата. Нивните пупки во ладните и умерените климатски зони, не се заштитени со снежен покрив. Од зимското исушување и смрзнување тие се заштитени со лушпести листови или влакнеста обвивка. Во климатските зони каде температурите се постојано високи, пупките не мора да бидат заштитени односно тие се голи без заштитни творби. Незаштитени пупки имаат и некои претставници кои вегетираат и во нашата климатска зона како што е на пример, *Viburnum lantana*. Во предели каде што владеат суви климатски периоди, за заштита на пупките може да служат или постарите листови или трихомите.

Најголемиот број видови кои припаѓаат во фанерофитите се наоѓаат во тропските зони, а мал е бројот на видови од оваа животна форма кои се прилагодени на екстремно ниски зимски температури во умерената и ладната климатска зона. Според тоа, оваа животна форма е најслабо прилагодена за време на неповолните периоди од годината и тоа не само ладните, туку и на сувите.

Според висинскиот раст може да се поделат на:

- а. *Нанофанерофити* - чиј раст е понизок од 2 m висина, во која група припаѓаат грмушките;
- б. *Микрофанерофити* - со висински расст од 2 - 8 m, што претставуваат дрвја со низок раст.
- в. *Мезофанерофити* - со висина од 8 - 30 m, во која група припаѓаат нашите шумски дрвја.
- г. *Мегафанерофити* - со висина над 30 m, каде спаѓаат дрвја кои ги формираат тропските шуми, палмите, поретко дрвја од суптропските шуми како што се: *Eucaliptus*, *Sequoia* и др.

Во посебна група може да се стават тревесто-стеблестите фанерофити кои живеат во најблагопријатните климатски зони. Нивниот изданок не одрвенува како што се на пример претставниците од родовите: *Impatiens*, *Begonia*, *Musa*, *Piper*, *Urtica* и др. Тука се вбројуваат и стеблено-сукулентните фанерофити како на пример џиновскиот кактус како и лијаните кои може да имаат стебло неодрвенето или полуодрвенето.

2. **Хамефити** (Chamephyta)

Тоа се цудести растенија кои критичните периоди ги преживуваат благодарение на пупките кои се наоѓаат најмногу до 25 cm висина над површината на почвата, така да во зима се многу подобро заштитени, особено ако има редовен снежен покрив. И во оваа група може да има зимзелени, листокапни кои може да бидат со одрвенети или неодрвенети стебла, со заштитени и незаштитени пупки. во оваа група се вклучени претставници од родовите: *Calluna*, *Vaccinium*, *Sedum*, *Stelaria*, *Thymus*, *Helianthemum*, *Veronica*, *Lysimachia* и др. Бусенестите видови со густо збиените изданоци си пружаат меѓусебна заштита. Тоа се животни форми распространети во алпските региони или средно азиските планински предели (*Saxifraga*, *Acantholimon*, *Sausurea* и др.).

3. **Хемикриптофити** (Hemikryptophyta)

За време на непогодните годишни периоди, надземните изданоци кај оваа животна форма изумираат се до површината на почвата. Пупките од кои следната година ќе се развијат нови изданоци, остануваат на основата на стеблото непосредно до површината на почвата покриени и заштитени со изумрени суви листови, додека во летните периоди и со снежен покрив. Во оваа група спаѓаат на пример: *Hypericum*, *Euphorbia*, *Veronica*, *Epilobium*, *Gallium*, *Lathyrus* и др. Повеќе растителни видови од умерениот појас припаѓаат во хемикриптофитите. Може да се поделат на видови кои образуваат розета, видови со полурозета и со розетаста форма на надземните органи.

4. **Криптофити** (Kriptophyta)

Кај видовите од оваа од оваа животна форма, пупките од кои ќе се развијат идните изданоци се наоѓаат под површината на почвата, па и нешто подлабоко, а надземните органи во неповолните годишни периоди потполно изумираат. Пупките се многу подобро заштитени во споредба со хемикриптофитите.

5. **Геофити** (Geophyta)

Геофитите се адаптирани да живеат во предели со долги и суви периоди или имаат краток вегетациски период. Тука спаѓаат на пример: *Ornithogalum tenuifolium*, *Scilla autumnalis*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum aestivum*, *Cyclamen purpurascens*, *Crocus neapolitanus*, *Paris quadrifolia*, *Anemone nemorosa*, видовите од родовите *Colchicum*, *Allium* и орхидеите.

6. **Терофити** (Therophyta)

Тоа се едногодишни растенија кои неповолните периоди од годината ги преживуваат само во форма на семе или плод. На тој начин тие се многу добро прилагодени за време на сувите жешки и ладните годишни периоди. Но од друга страна релативно малата количина на резервна материја во семето, не го дозволува нивниот развој во предели со кратки вегетациони периоди, каде што едногодишните растенија не би можеле да го поминат целиот свој циклус од 'ртење до плодносење. Неповолните годишни периоди за терофитите може да бидат многу жешките и суви лета, како и зимите. Летни едногодишни терофити се растенија кои во пролет 'ртат, а есента изумираат (*Capsela bursa-pastoris*), други т.н. зимски едногодишни терофити есента ртат, па ја презимуваат зимата, а пролетта цветаат. Такви се на пример: *Veronica officinalis*, *Holosteum umbelatum*, *Stellaria media*, *Veronica agrostis* и др.

Кај многу едногодишни растителни видови, развојот е регулиран со ритмиката на микроклимата. Меѓутоа одделни видови како што се најотпорните корови, пример тие кои припаѓаат во родовите: *Chenopodium*, *Amaranthus* и др., во било кој дел од годината можат да 'ртат и цветаат со што многу брзо обезбедуваат семе за своето

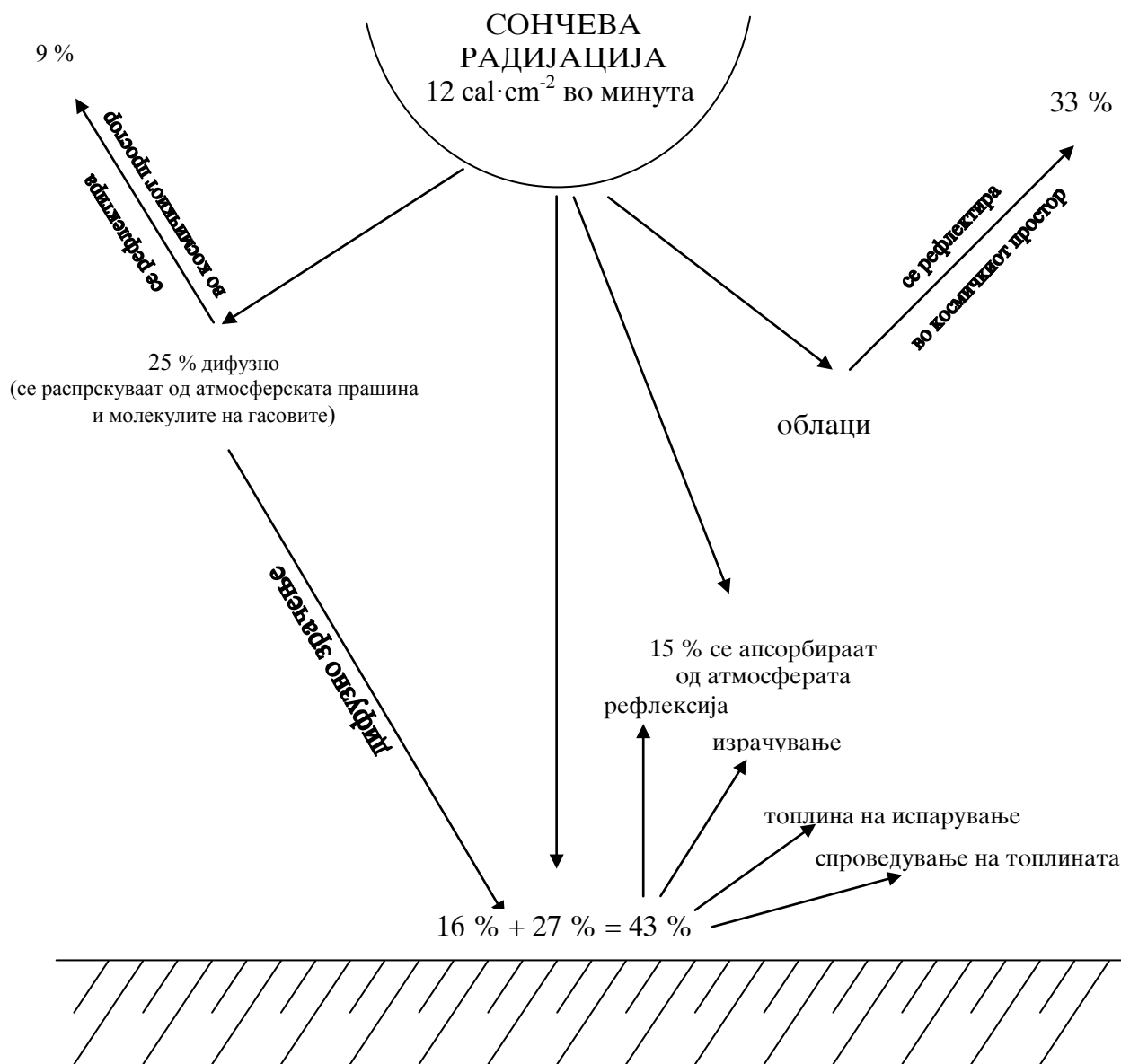
индивидуално одржување. Бидејќи животните форми на различен начин се прилагодени во неповолните периоди од годината, јасно е дека во различни климатски области ќе доминира една или друга животна форма. Врз основа на овие појави, можно е да се изработи спектар на животните форми на одредено подрачје ако се пресмета процентуалното учество на видовите за секоја животна форма. Од спектарот на животните форми може да се извлече заклучок и за климатските карактеристики на некое подрачје. Во тропските предели каде климата е топла и влажна со мали дневни и годишни варирања на температурата, доминираат фанерофитите. Во пустинските предели и средоземноморското подрачје каде има изразена летна суша, во најголем број се застапени терофитите; во умерените предели преовладуваат хемикриптофитите, а доста бројно се застапени и геофитите, додека бројот на терофитите и фанерофитите е значајно намален. Во ладните поларни и високопланински подрачја исто така преовладуваат хемикриптофитите но се зголемува учеството и на хамефитите, додека фанерофитите и терофитите воопшто не се застапени или се малобројни.

5. СВЕТЛИНАТА КАКО ЕКОЛОШКИ ФАКТОР

Енергијата на сончевото зрачење се вбројува во атмосферските фактори иако не потекнува од атмосферата туку од Сонцето кое на Земјата испраќа зраци со различна бранова должина. Еколошки најважни се топлинските и светлосните зраци. Топлинските зраци припаѓаат во електромагнетско подрачје со бранова должина од околу 200-100000 nm. Во тоа подрачје во интервал од 360-760 nm се наоѓаат и зраците на видливата светлина (видлива радијација). Зраците со помала бранова должина од 360 nm, па се до 10 nm се ултравиолетови и имаат силно хемиско дејство, а зраци со бранова должина од 760-100000 nm се инфрацрвени и се одликуваат со силно топлинско дејство. Зраците кои достигнуваат до површината на почвата имаат големо еколошко значење. Зраците на видливата светлина достигнуваат до површината на почвата нешто ослабени, а зраците со кратка бранова должина, особено ултравиолетните, виолетовите и сините, делумно ги распрскува ситната атмосферска прашина.

Вкупната енергија на сончевото зрачење на горната граница на атмосферата, на средна оддалеченост на Земјата од сонцето, при вертикално паѓање на сончевите зраци изнесува околу 8,12 J на cm^2 за 1 минута. Таа е т.н. соларна константа. Вкупната количина на сончева енергија која достигнува до површината на Земјината атмосфера изнесува 5610^6 билиони џули за една година. Меѓутоа само еден дел од таа енергија се троши за физиолошките потреби на организмите. Голем дел од енергијата на сончевото зрачење не достигнува до самата површина на Земјата туку се задржува во атмосферата или се рефлектира назад во вселената. Се смета дека при продирањето низ атмосферата, просечно околу 25% од сончевата енергија дифузно се растура под влијание на молекулите на гасовите и честичките на прашината, а од тоа околу 9 % се рефлектира и враќа назад во вселенскиот простор и 16 % достигнува до површината на почвата во вид на дифузна светлина. Околу 33 % задржуваат односно рефлектираат облаците и 15 % апсорбираат гасовите на атмосферата. Според тоа само 27 % од вкупната сончева радијација директно стигнува до површината на почвата или вкупно 43 %, а 57% се губи уште во атмосферата.

Имајќи предвид дека сончевата енергија се апсорбира или рефлектира поминувајќи низ атмосферата, разбирливо е дека на високите планини интензитетот на радијацијата ќе биде поголем отколку на нивото на морето. На пример, по податоците кои ги дава Дорно, на 1800 м.н.в., интензитетот на радијација достигнува околу 75 % од полното сончево зрачење, а на нивото на морето само 50 %. Во случај да небото е покриено со облаци кои задржуваат уште еден дел на светлина, тогаш на 1800 м.н.в. била 52 %, а на нивото на морето само 24 %, што значи два пати помалку. Меѓутоа планинските области се одликуваат со голема облачност, па често пати таму светлосните услови се понеповолни отколку во низините. Според тоа, степенот на облачноста општо земено е многу важен фактор кој во голема мерка ги одредува светлосните услови.



Сл. 7 Топлинските односи како функција на сончевото зрачење (средно годишни вредности), (по Walter)

Распоредот на сончевата енергија не е еднаков на секој предел на Земјата туку зависи од географската ширина и годишното време. Интензитетот на светлината високи вредности постигнува на екваторот, меѓутоа релативно високи вредности се постигнуваат и на повисоките географски ширини во летниот период, каде послабиот интензитет на зрачењето е надокнаден со подолгиот временски период на зрачење.

Околу 50 % од вкупната сончева радијација припаѓа на видливиот дел на спектарот и сите зраци од тој дел на спектарот имаат влијание врз растенијата, меѓутоа нивното еколошко значење е различно. Жолтите и зелените зраци за повеќето растенија се од најмала корист додека најинтензивно се одвива процесот на фотосинтезата на црвениот, портокаловиот и синовиолетовиот дел на сончевиот спектар. Светлината има помало значење за географското распространување на вегетацијата отколку температурата, што значи не постојат поголеми области каде животот на сувоземните растенија не би билвозможен поради премал или преголем интензитет на светлина, односно не е толку ограничувачки фактор за појавата на вегетацијата. Меѓутоа интензитетот на светлината во различни подрачја на земјата, на различни надморски висини и различно осветлени заедници и екосистеми кои се наоѓаат на иста географска зона, има значајно влијание при формирањето на структурните својства на растенијата,

нивната морфологија, растот, развојот и опстанокот во одделни станишта. Растителните организми се различно прилагодени на светлосниот интензитет, а тоа е во врска со големите разлики кои постојат во јачината на светлината помеѓу поодделните предели односно станишта. Главно земено се разликуваат три групи на растителни видови според адаптацијата кон интензитетот на осветлувањето и тоа:

Хелиофити (светлољубиви) - растителни видови кои вегетираат во услови на полна дневна светлина (100%) и не поднесуваат засенчување. Тоа се растенија кои живеат на отворени станишта, како на пример претставници од пустинската, степската, високопланинската, ливадската вегетација и други слични растенија (*Plantago major*, *Sedum acre*, *Tussilago farfara*, *Draba verna* и др.

Полускиофити (хелиоскиофити) - Видовите од оваа група ја поднесуваат светлината, а во некои фази од развојот, на пример, цветање, имаат потреба и од полна дневна светлост, меѓутоа добро го поднесуваат и засенчувањето. Оваа група растенија живеат во густе ледини или пак во отворени светли шумски заедници како што се дабовите шуми, а може да се јават и како корови. Пример, во оваа група спаѓаат:

<i>Stachys recta</i>	100-48 %
<i>Salvia pretensis</i>	100-30 %
<i>Tymus serpyllum</i>	100-25 %
<i>Colchicum autumnale</i>	100-12 %
<i>Geranium pratense</i>	100-17 %
<i>Matricaria discoidea</i>	100- 50 %

Скиофити (сенкољубиви) - Оваа група растенија се прилагодени да вегетираат на засенчени станишта и потребниот интензитет на светлина е секогаш понизок од полната дневна светлина (100 %). Тие секогаш се жители на густе непроѕирни шуми како што се тропските, а кај нас буковите шуми. На пример, такви се:

<i>Corydalis cava</i>	80-25 %
<i>Anemone nemorosa</i>	40-20 %
<i>Lathyrus vernus</i>	33-20 %
<i>Hedera helix</i>	50-1,5 %

Најнизок интензитет на светлина за автотрофните растенија е околу 1 % релативна светлина. Помала од оваа вредност поднесуваат растенијата кои вегетираат во тропските прашуми, каде како резултат на бавниот метаболизам се способни да живеат на светлина со интензитет под 0,3 %. На пример, такви се: *Tradescantia*, *Aspidistra*, *Monstera*, *Begonia* и др. Меѓу папратите и мововите исто така може да се најдат видови кои вегетираат на уште понизок интензитет. Такво растение е на пример мовот *Schistostega*, кој вегетира во подземни јами и има потреба од само 0,2-0,1 % светлина. Клеточните сидови на епидермалните клетки кај овој вид имаат специфична градба која е слична на леќа, на кој начин ги акумулира сончевите зраци.

Во хидросферата еден дел од светлината се рефлектира од површината на водата, а дел се апсорбира од горните слоеви. Мерењата на интензитетот на светлината на различни длабочини во хидросферата покажале дека зраци со различна бранова должина продираат во различни длабочини. Според Кларк синото светло до 70 m длабочина е редуцирано за 30 % во споредба со истото на самата површина на водата, зеленото - 53 %, виолетовото - 67 %, жолтото 94 % додека портокаловото и црвеното се гаснат многу побрзо. На длабочина од 17 m од портокаловото светло останува само уште 1 %, а толку има од црвеното светло на длабочина од само 4 m.

Според интензитетот на светлината во хидросферата се разликуваат три зони и тоа:

- ♦ *еуфотска зона*, каде интензитетот на светлината е доволен за фотосинтеза;
- ♦ *дисфотска зона* каде што нема доволно светлина за фотосинтеза но е доволна за покривање на потребите на животинските организми и на крај
- ♦ *афотска зона* каде што интензитетот на светлината е толку мал што нема некое еколошко значење.

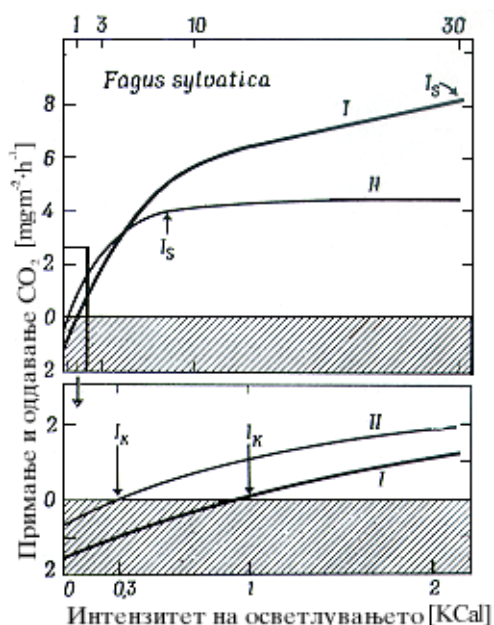
Редукцијата на интензитетот на светлината со зголемувањето на длабочината во хидросферата се јавува како фактор кој одлучува за длабинското распределување на растителните организми во хидросферата. На 20 m длабочина до каде што продираат зраците од поголемиот дел на сончевиот спектар, доминираат зелените алги. На 20-70 m длабочина каде што доминираат сините зраци е зоната на кафеавите алги, а на длабочина од 70-150 m до каде што допираат темнозелените зраци, живеат црвените и сините алги. Меѓутоа има и отстапување од ова правило, бидејќи за положбата на растителните организми во одделните длабочински слоеви на хидросферата не одлучува само интензитетот на светлината, туку и транспарентноста на водата која е пак зависна од материите кои во неа лебдат, било да се тоа од жива или нежива природа. На пример, во Медитеранот, зелените алги достигнуваат и до 200 m длабочина, во Саргасово Море до 100 m, додека во Балтичкото Море само до 20 m длабочина бидејќи транспарентноста е најмала како резултат на внесување на големи количини органски и неоргански материи од страна на реката Елба.

5.1 Физиолошко и еколошко значење на интензитетот на светлината врз развојот, растот и продукцијата на растителните организми

Интензитетот на светлината во различните фази од онтогенетскиот развој на растенијата има различно значење. За ртење на семето многу ретко е потребна светлост бидејќи семињата на повеќето растителни видови ртат на темно. Меѓутоа, за ртење на семињата на некои тревести и други растителни видови светлоста е неопходна. На пример, семе од *Poa pratensis* 92 % ќе изрти во присуство на светлина при температура од 20 °C за време од 10 дена, додека на темно при исти услови во општо нема да рти. Некои други пак, како што се повеќе луковичести видови (род *Allium*), не ртат на светло.

За растот на растителните органи во должина светлината не е неопходна. Досегашните истражувања покажаа дека помеѓу интензитетот на светлината и брзината на растењето на некои растителни органи постои обратна корелација. Влијанието на интензитетот на светлината врз елонгацијата на стеблото во праксата е одамна познато. Во годините кога инсолацијата е слаба, во посеви кои имаат густ склоп, се забележува издолжување на стебленцата во висина, тие се кривки, лесно се кршат и полегнуваат, често пати етиолирани, за разлика од посеви кои имаат отворени склопови и се добро инсолирани каде растенијата имаат кратки и цврсти стебла со добро развиени листови кои имаат темно зелена боја.

Интензитетот на светлината има големо влијание и врз фотосинтезата, а со тоа и органската продукција. Во експериментални услови, ако листови се изложат на постепено зголемување на интензитетот на светлина, во почетокот апсорпцијата на CO_2 пропорционално се зголемува, а покасно многу побавно, се до постигнување на некоја максимална вредност. При слабо осветлување, како резултат на поинтензивно дишење, се ослободува поголема количина на CO_2 отколку што се врзува во процесот на фотосинтезата. Потоа со постепено зголемување на интензитетот на осветлувањето се постигнува *точката на компензација* (КТ), односно интензитет на светлина кога се искористува толку CO_2 за фотосинтеза колку што и се троши при дишењето. Поради тоа растенијата кои поинтензивно дишат, имаат потреба од поголем интензитет на светлина за достигнување на компензацијата точка отколку растенијата чие дишење е на ниско ниво. После преминувањето на точката на компензација, апсорпцијата на CO_2 брзо се зголемува. Во пониските граници на порастот на интензитетот на светлината, постои строга пропорционалност со продуктивноста на фотосинтезата. При многу висок интензитет на светлина, продуктивноста на фотосинтезата незначајно се



Сл. 8 Зависност на размената на CO_2 од осветленоста во осветлени (I) и листови во сенка (II) од бука. Мерењата се вршени при 30°C . Областа на слабо осветлување (делот опфатен со рамка на горниот дел од сликата) е претставена на долниот дел од сликата, но со издолжена апсциса. Листовите, приспособени кон потемни услови, дишат послабо, отколку поосветлените листови; достигнуваат точка на светлосна компензација (I_K) при помала осветленост и заради тоа поефикасно користат послабо осветлување, но кај нив порано настанува светлосно заситување (I_S) (Retter, 1965).

фотосинтетскиот процес. Во директната светлина нив ги има само 35-40 %. Спектралниот состав на сончевото зрачење има големо значење за животот на растенијата. Хлорофилот *a*, најдобро ги апсорбира портокалово-црвените и сино-зелените зраци и под дејство на овие зраци фотосинтетскиот процес постигнува најдобар ефект. Оваа појава се објаснува со тоа што најголемиот дел од енергијата која се користи за фотолизата на водата, како резултат на што се ослободува водород кој

зголемува или пак воопшто не се менува, што значи се постигнува *точката на светлосно заситување* (I_S), кога брзината на апсорбирањето на CO_2 не е веќе лимитирано од фотохемиски туку од ферментациони процеси. Наведената појава кај растенијата е слична и во природни услови на живеење.

За животната активност на растенијата не е важен само квантитетот на сончевото зрачење туку и квалитетот. Треба да се прави разлика помеѓу директното сончево зрачење и дифузната светлина. Директното сончево зрачење понекогаш може да биде штетно за растенијата бидејќи силно го загрева растителниот организам, а со тоа се стимулира дишењето и транспирацијата, а се оштетува и белковинскиот комплекс во протоплазмата.

Дифузната светлина од секој аспект е поблагопријатна за растенијата и во поглед на спектралниот состав на сончевите зраци, бидејќи во неа се застапени портокалово-црвените зраци со 50-60 %, а тоа е важно бидејќи тие имаат најголемо значење за

служи за редукција на карбоксилната група и формирање на гроздов шеќер, е покриена од портокалово-црвените зраци.

Во густите шумски заедници, со голема покровност, во поголема мерка се инфилтрираат зелените и темно црвените зраци. Кон користењето на овие зраци се адаптирани сенкољубивите растенија и тоа на тој начин што во нивната хлорофилна компонента доминира хлорофилот *b*, кој пред се ги апсорбира овие зраци.

5.2 Фотопериодизам

Должината на делувањето на светлината има изразито влијание врз развојот и растот на многу растителни организми. Растенијата имаат способност да реагираат на должината на денот и ноќта со промена на интензитетот и брзината на генеративниот, па и вегетативниот развој. Ваквото реагирање е означено како фотопериодизам. Освен во тропските и субтропските подрачја, во сите други краеве на Земјата, должината на дневното осветлување се менува во текот на годината т.е трае подолго или пократко време и тоа од 12 часови на екваторот, па до 24 часови во арктичките предели (барем еден дел од годината). На север растителните организми се подолготрајно експонирани на светлина но со многу помал интензитет отколку на југ. Подолгите летни денови на повисоките географски ширини овозможуваат побрзо да се развиваат и зреат растенијата. Експериментално е утврдено дека во случај да нашите растенија од умерениот појас се пренесат погоре на север, пример, во Скандинавија, каде што ќе вегетираат два месеци на трајно осветлување, ќе го скратат вегетацискиот период, односно побрзо ќе созреваат.

Основите на науката за фотопериодизмот ги поставуваат американците Гарнер и Алард (1920). Тие констатирале дека од сите еколошки фактори кои на некој начин имаат влијание врз репродукцијата на растенијата, највидно место и припаѓа на светлината. Сезонската должина на денот, според истражувањата има одреден ефект врз репродукцијата на растенијата која е специфична за поодделни видови па и вариетети. Растенијата можат да ја постигнат сексуалната репродукција, само во случај да се експонирани на должина специфична за нив, а експозиција која е неповолна за репродукција, условува гигантизам или неодредено продолжување на вегетацискиот период.

Во наши климатски услови некои растителни видови цветаат и формираат плодови само во одредено годишна време. Нашите есенски хризантеми почнуваат да цветаат во временскиот период од годината кога е скратено дневното осветлување. Нема сомнение дека во таа периодичност на развој освен светлината, важна улога има и температурата. Во случај да љубичицата се држи трајно осветлена и тоа исто толку долго како што е осветлена во пролетниот период, тогаш таа ќе цвета во текот на целата година. И другите растителни видови го менуваат периодот на цветањето во случај да осветлувањето биде регулирано така да во текот на есента, па и зимата, одговара на периодот кога има нормално осветлување за цветање за некој вид или сорта.

Според должината на фотопериодите потребна за нормална сексуална репродукција, Гарнер и Алард, растителните организми ги делат на *растенија на долг ден* коишто имаат потреба повеќе од 12 часови осветлување и *растенија на краток ден* коишто имаат потреба помалку од 12 часови осветлување. Растителни видови кои немаат некои специфични барања во однос на должината на денот, се означени како *неутрални*.

Растенија со долг ден ги населуваат пределите на северните и јужните географски ширини каде што денот трае повеќе од 14 часови. Во оваа група спаѓат на

пример: *Trifolium pratense*, *Daucus carota*, *Raphanus raphanistrum*, *Beta vulgaris*, *Sinapis alba*, голем број тревести растенија меѓу кои спаѓаат и нашите житарици.

Меѓу растенијата со краток ден припаѓаат некои сорти на *Nicotiana tabacum*, *Soja hispida*, *Dahlia variabilis*, *Helianthus tuberosus*, *Chrysanthemum indicum*, *Zea mays* и др.

Неутрални растенија кои се молку осетливи на должината на денот, цветаат во сите годишни времиња и на сите географски ширини. Во оваа група припаѓаат: *Helianthus annuus*, *Taraxacum officinalis*, *Stelaria media*, *Senecio vulgaris*, *Pelargonium zonale*, *Primula obconica* и др. Постојат растенија коишто трајно цветаат неколку месеци и тие вегетираат во близина на Екваторот. Во умерените подрачја таквите растителни видови се многу ретки—на пример мртвата коприва (*Lamium purpureum*) некои трендафили и др.

Должината на фотопериодот има влијание и на вегетативниот раст и развој. На пример, туберизацијата на многу видови е под влијание на должината на фотопериодот. Некои вариетети на компирот никогаш не образуваат кртоли ако фотопериодот е долга и трае подолго од 18 часови, а даваат добар принос на кртоли ако фотопериодот не трае подолго од 10 часови. Наспроти тоа создавањето луковици кај кромидот е потпомогнато со релативно подолг фотопериод кој варира помеѓу 12 и 16 часови во зависност од вариететот на луковицата.

6. ВОДА КАКО ЕКОЛОШКИ ФАКТОР И НЕЈЗИНОТО ЗНАЧЕЊЕ ЗА РАСТОТ, РАЗВОЈОТ И РАСПРОСТРАНУВАЊЕ НА РАСТЕНИЈАТА

Водата зазема централно место во животот на растенијата и е од големо значење за токот и интензитетот на физиолошките процеси. Примањето, спроведувањето и оддавањето на водата се три основни процеси кои, воопшто земено, го претставуваат водниот режим на растенијата. Тие се меѓусебно тесно поврзани и не е можно одвоено да се разгледуваат. Растителните видови ќе бидат во можност интензивно да транспираат, само ако се во состојба истовремено да примаат вода и ако е спроводниот систем способен за ефикасно спроведување. Секако, тоа во голема мерка ќе зависи од водниот режим на почвата, ако станува збор за копнени растенија.

Водната состојба на растенијата, па и на почвата, со успех може да се согледа преку изучувањето на повеќе екофизиолошки параметри на водниот режим од кои поважни се фракцискиот состав на водата во растителните клетки и ткива и водниот дефицит.

6.1 Фракциски состав на водата во растителните клетки и ткива

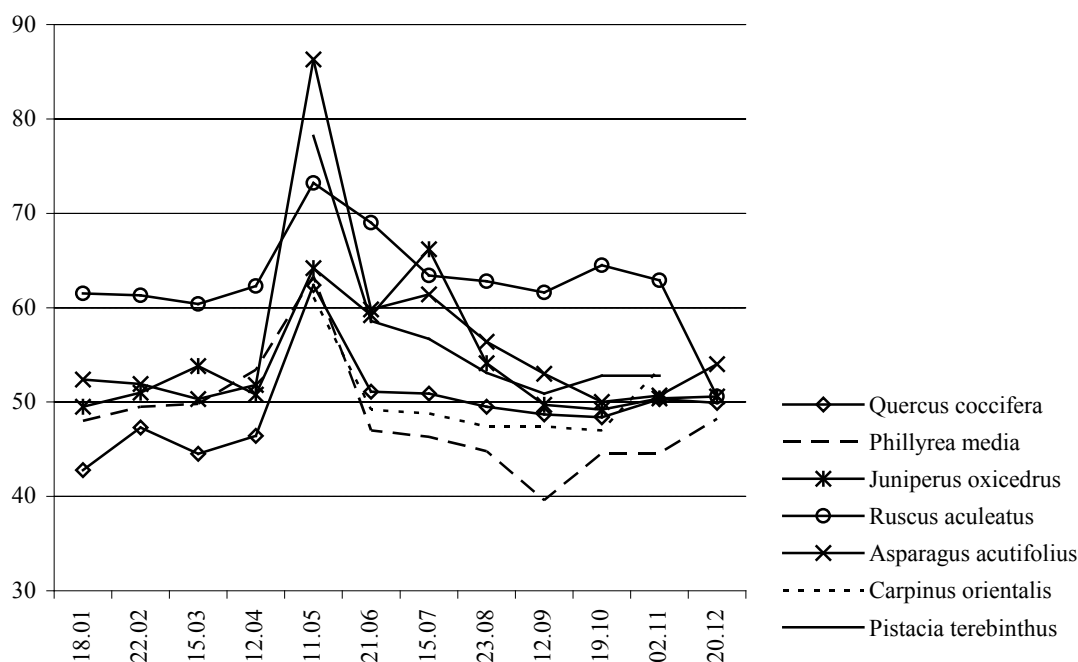
Во екофизиолошките истражувања како параметар на водниот режим на растенијата се смета познавањето на вкупната содржина на вода во растителните ткива или органи, нивно варирање во текот на денот и годината, со што се добива претстава за степенот на заситеноста на растителните клетки и ткива со вода, а со тоа и за функционалната состојба на растението како целина.

Еколошкото значење на водата за растителните организми произлегува од нејзината важност за нормално одвивање на физиолошките процеси. Таа со најголем процент учествува во составот на растителното тело. Водата е конституционен дел, растворач, транслокатор на минералните и органските материи во сите делови на растителниот организам. Водата учествува како биоеlement во изградбата на органските материи, овозможува тургоресцентност и еластичност на протопластот, а со транспирацијата го лади растителниот организам. Водата е потребна за 'ртењето на семињата, за растот и развојот, односно за сите фази на вегетативниот и генеративниот развојот на растенијата, а е и посредник помеѓу растението и почвата.

Водата во растителниот организам не е распределена рамномерно. Содржината на водата е најголема во младите растителни делови кои се наоѓаат во фаза на растење, односно во творните ткива, додека во постарите ткива содржината на водата е помала. Вкупната содржина на вода варира во текот на денот и ноќта. За време на ведри сончеви денови, содржината на водата, на пример во листовите, обично е пониска во пладневните часови, а највисока околу полноќ. После тоа, повторно се намалува и следното утро се јавува вториот помал максимум. Причините за ноќните колебања на содржината на водата во листовите се резултат на промените кои се вршат во сувата маса како резултат на дишењето, а дневните варирања се должат на побавното примање на вода од самото расходување по пат на транспирација. Дури и кај водните култури се забележува расчекор помеѓу примањето и оддавањето, иако снабдувањето со вода е неограничено.

Освен деноноќни варирања на содржината на водата во растителни органи, постојат и сезонски или годишни варирања, кои се во корелација со промените на надворешните климатски фактори и промените кои настануваат во содржината на

водата во почвата во текот на вегетациониот период. На пример, ако ја следиме годишната динамика на вкупната содржина на вода во листовите на зимзелени растителни видови во наши семиаридни до аридни климатски услови, се забележуваат релативно ниски вредности во зимските месеци кои со почетокот на вегетацијата, при крајот на април, мај и јуни месец, во зависност од хидротермичките услови на стаништето, се зголемуваат, постигнувајќи ги своите максимални вредности. Во втората половина на летото и почетокот на есента вкупната количина на вода во листовите рапидно се снижува достигнувајќи ги минималните вредности, а во касните есенски месеци тие се доближуваат до зимските вредности. Релативно ниската содржина на вода во зимските месеци е резултат на намалената апсорпција на вода со кореновиот систем како резултат на ниските температури на почвата, а од друга страна помалата количина на вода во растителните ткива во зимските месеци се смета како адаптивно својство со што тие се заштитуваат од смрзнување. Зголемената содржина на вода во пролетните месеци и почетокот на летото се објаснува со активниот вегетациони период кога се формираат млади органи со сеуште недоразвиени механички ткива и поволните хидротермички услови на стаништето. Спротивно на тоа, минималните вредности на содржината на вода во листовите па и во другите растителни органи во јули, август и септември се условени со малите количини на еколошки активна вода во почвата и воопшто земено, зголемената аридност на климата. Освен тоа, секако дека влијание укажува и староста на листовите, бидејќи при крајот на летото и есенските месеци, механичките ткива се потполно оформени, а исто така зголемена е и концентрацијата на клеточниот сок.



Сл. 9 Динамика на вкупната содржина вода во листовите на некои видови од заедницата Coccifero-Carpinetum orientalis во %

Листопадните видови покажуваат скоро идентична сезонска динамика со таа на зимзелените. Се разбира дека од оваа воопштена сезонска, па и дневна динамика има и отстапувања во зависност од еколошките услови на стаништето во кои вегетира одреден вид.

Иако постојат доста сличности во поглед дневната и сезонската динамика на вкупната содржина на вода во органите кај генетски различни растителни видови кои

живеат во иста растителна заедница во скоро слични еколошки услови, сепак, постојат разлики помеѓу видовите во апсолутните вредности. На пример, среднодневните вредности на вкупната содржина на вода кај *Ruscus aculeatus* во заедницата *Coccifero-Carpinetum orientalis* во Гевгелија, во текот на целиот вегетациски период не паѓаат под 60 %. Овој вид се одликува и со доста стабилна годишна динамика што се гледа и од годишната амплитуда на варирање помеѓу минималната (60,14 %) и максималната (75,56 %) вредност која е доста мала (15,42 %) во споредба со истата на *Asparagus acutifolius* и *Pistacia terebinthus* кои покажуваат годишна амплитуда на варирање над 30 %, а вегетираат во истата заедница, под исти еколошки услови со предходниот вид.

Потребно е да се нагласи дека во истата термоексерофилна растителна заедница се застапени и видовите: *Quercus coccifera* и *Phillyrea media* чии минимални среднодневни вредности паѓаат и под 40 % што претставува релативно ниско ниво и е одлика на видови кои вегетираат во аридни до семиаридни услови какви што се тие во долниот тек на реката Вардар.

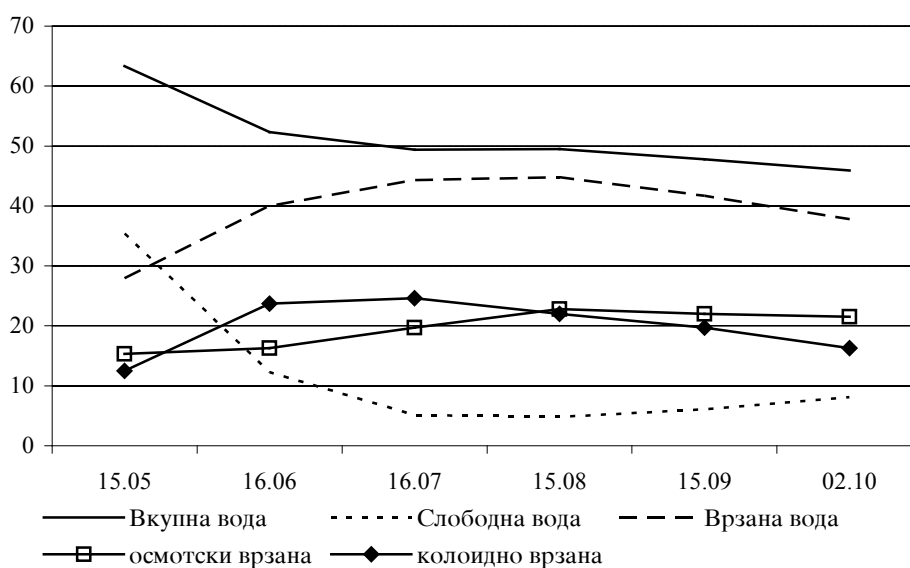
Вкупната содржина на вода во листовите на некој начин, донекаде укажува за степенот на обезбеденоста на растението со вода. Меѓутоа за физиолошката состојба на водата во цитоплазмата не се добива поволен увид. Од гледиштето на физиологијата не е важно да се знае само количината на вода која растителните органи ја содржат туку и формата во која таа се наоѓа. Во литературата може да се види дека истражувачите најчесто водата ја делат на *слободна* и *врзана*. За слободна вода се смета: капиларно впиена вода во клеточните сидови, дел од водата во клеточниот сок која сеуште не е влезена во хидратационите обвивки на молекулите и јоните и дел на вода од хидратационите свери на кои е сочувана способноста за топлинско движење. При недостаток на вода растенијата во почеток ја оддаваат слободната вода, а како резултат на тоа се забележува одредено зголемување на врзаната вода.

Постојат различни начини на врзување на водата во клетките и поради тоа има и различни форми на врзана вода. По денешната терминологија е прифатено дека постојат две форми на врзана вода и тоа *осмотски врзана*, односно вода врзана за ниско полимерни соединенија и *колоидно врзана*, за високо полимерните соединенија. Меѓутоа од литературните податоци кои постојат може да се види дека постои неусогласеност помеѓу истражувачите во поглед на сфаќањето за фракцискиот состав на водата. Максимов смета дека врзана вода е онаа вода која не може да се одземе од растителните ткива ни со температура пониска од -10°C . Алексеев (1948) под врзана вода го подразбира поголемиот дел на водата што учествува во хемохидратацијата на колоидните и молекуларни дисперзни фази на клеточната мембрана, протоплазмата и клеточниот сок, како и структурно врзаната вода. За слободна ја смета капиларно апсорбираната вода од страна на клеточниот сид и дел на осмотски примена вода. Крафтс, Кариер и Стокинг го ставаат под сомневање постоењето на слободна вода во растителните ткива. Кон нив се придружува и Сабинин по кој, во колоидни системи со ограничено бабрење, како што е протоплазмата, не може да постои слободна вода, бидејќи електростатичката рамнотежа помеѓу колоидните честици и молекулите на водата не исчезнува ни со потполно набубрување на колоидите.

Спротивните мислења Гусев (1966) ги објаснува на тој начин што истакнува дека остра граница помеѓу врзаната и слободната или јако врзаната и слабо врзаната вода не постои бидејќи една фракција во дадени услови може да премине во друга фракција. Според истиот автор, кога се зборува за слободна или слабо врзана вода, треба да се подразбира вода која е одземена од растителните ткива со конкретна осмотска сила и таа има својства на обична вода. Врзаната вода има изменети својства и според Гусев не може да биде растворач, а замрзнува при многу пониска температура. Некои истражувачи како што се на пример, Туманов и Тјуринин, одредувањето на фракцискиот состав на водата го вршеле со применување на различни

точки на мрзнење или постепено зголемени осмотски сили за да на нив да добијат соодветни фракции вода.

Количината на поодделните форми вода во растителните клетки е во зависност од условите под кои растението расте и се развива. На пример, количината на слободната вода во листовите на пролетната пченица *Melanopus 69* била право пропорционална со почвената влажност. При влажност на почвата од 70 % од ретенциониот капацитет, листовите на пченицата содржеле повеќе слободна вода отколку на 40 % од ретенциониот капацитет. Содржината на врзаната вода се наоѓа во обратна зависност од почвената влажност. Зголемување на количината на врзаната вода кај растенијата одгледувани при недоволна влажност во почвата е резултат на зголемување на осмотски врзана вода. Една од основните причини за зголемувањето на осмотски врзаната вода е тоа што за време на сувиот период молекулите на сложените органски материи се распаѓаат, а со тоа се натрупуваат релативно попрости осмотски активни материи. Втора важна причина е промената на карактерот на фотосинтезата, и општо на процесите на анаболизмот за време на сувиот период. Како резултат на тоа во поголеми количини се образуваат и натрупуваат некои попрости органски соединенија кои се осмотски активни. При нормална снабденост на почвата со вода, односот помеѓу осмотски и колоидно врзаната вода е во корист на последната, а обратно при обезводнување на почвата тој однос е во корист на осмотски врзаната вода.



Сл. 10 Сезонска динамика на формите вода во листовите на *Quercus cerris* на локалитетот Гази Баба во Скопје.

Агротехничките и други услови при кои се одгледуваат растенијата, влијаат врз формите на вода во клетката. Прихранувањето на пченицата рано напролет со фосфор и пред класењето со азот, ја зголемува содржината на вкупно врзаната вода во листовите и тоа главно колоидно врзаната вода. Прихранувањето на пченката со фосфорно ѓубриво влијае во намалувањето на слободната вода, а зголемување на врзаната.

Интензитетот на фотосинтезата е во права корелација со количината на колоидно врзаната вода. При оптимална влажност на почвата кога продуктивноста на фотосинтезата е највисока, се забележува зголемување на вкупната содржина на вода во растителните клетки во прилог на слободната и колоидно врзаната, а се намалува осмотски врзаната вода.

Во истражувањата кои ги вршел Ахматов во станиште со доста варјабилни климатски услови, каде што апсолутните максимални температури во летниот период

се искачувале и до 40,4 °C, а апсолутните минимални до -33,7 °C, било потврдено толкувањето на поголем број истражувачи кои сметаат дека постои тесна врска помеѓу зголемувањето на количината на врзаната вода и високата отпорност и приспособеност на растенијата кон сушата. Со користење на 50 % сахароза како осмолитик при одредувањето на фракцискиот состав на водата (9290 kPa), при слабо отпорниот односно приспособениот *Fraxinus lanceolata* кој се одликува со површински развиен коренов систем, забележано е значајно зголемување на количината на врзаната вода во текот на вегетацискиот период со самото зголемување на аридност на климата. Односот на слободната вода кон врзаната во пролетните месеци изнесувал 1:1,67 додека при крајот на летото тој однос се зголемува на 1:9,10. Спротивно на тоа, кај видовите кои се сметале како добро приспособени и отпорни, содржината на врзаната вода во периодот на сушата, благодарение на несметано снабдување со вода како резултат на длабоко развиен коренов систем била доста стабилна. Кај *Pistacia vera* во почетокот на вегетацијата односот на слободната вода кон врзаната бил 1:1, додека при крајот на летото 1:1,17. Кај *Ulmus pinnatoramosa* во пролетните месеци односот е 1:1,40, а во летните месеци 1:1,80. Според тоа, фракцискиот состав на водата во листовите кај растенијата е во тесна врска со еколошките својства на поединечните видови. Стабилниот однос на слободната и врзаната вода кај ксерофитите како што е *Pistacia vera*, е резултат на длабокиот коренов систем која условува добра состојба во поглед на обезбеденоста на растението со вода и нормална активност на органите за фотосинтеза. Силното зголемување на количината на врзаната вода во периодот на сушата, е карактеристично за хигро- и мезофитите кои пред се имаат површински развиен коренов систем и без сомневање има важно приспособувачко значење во смисла за заштита на растението од исушување. Засиленото преминување на слободната вода во врзана форма, укажува на заштитната насоченост на животните процеси на база на внатрешни резерви. Меѓутоа, зголемување на врзаната вода на сметка на слободната фракција, може да има заштитно значење до одредени граници, а со понатамошното продолжување на дејството на факторите кои вршат обезводнување, доведува до длабока дезорганизација во активноста на клетката. На тој начин може да се заклучи дека прекумерното зголемување на врзаната вода кај растителни видови со површински коренов систем е поради акумулирање на осмотски активни материи како резултат на длабоките хидролитички процеси т.е. во дадениот случај се работи за длабоки биохемиски нарушувања како резултат на потрошувањето на резервната вода достапна за растението.

На основа на изложеното може да се заклучи дека зголемената количина на врзана вода не е секогаш во корелација со високата отпорност и приспособеност на растенијата кон сушата. Поради тоа, при изучувањето на фракцискиот состав на водата, како показател за степенот на прилагоденоста и отпорноста кон сушата, треба да се имаат предвид еколошките својства на растението.

6.2 Воден дефицит

Сушата предизвикува многубројни, а понекогаш значајни повреди на растенијата. Дејството на сушата врз растението е поврзано пред се во создавањето на воден дефицит. Како што е познато постојат два вида на воден дефицит: *привремен* и *постојан*. Привремениот воден дефицит најчесто се создава околу пладневните и попладневните часови во топлите летни денови. Во таков случај растенијата ја воспоставуваат својата нормална содржина на вода и го отстрануваат водниот дефицит за кратко време после неговата појава. Постојаниот или продолжителниот воден дефицит е подолготраен. Создаден преку денот тој не може да биде остранет преку ноќта и продолжува следниот ден. Резултат на тоа може да биде или воспоставување на

тургорот или сушење на растението во зависност од тоа дали влажноста на почвата ќе се зголеми како резултат на наводнување или паѓање на дожд или сушата ќе продолжи. Се разбира дека различни растителни видови или сорти покажуваат различна отпорност кон обезводнувањето. Различна отпорност покажуваат и различни делови на едно исто растение, а исто така поединечни делови од клетката. Најлесно се губи водата од клеточната вакуола, а во цитоплазмата е релативно постабилна, додека во хлоропластите е најстабилна.

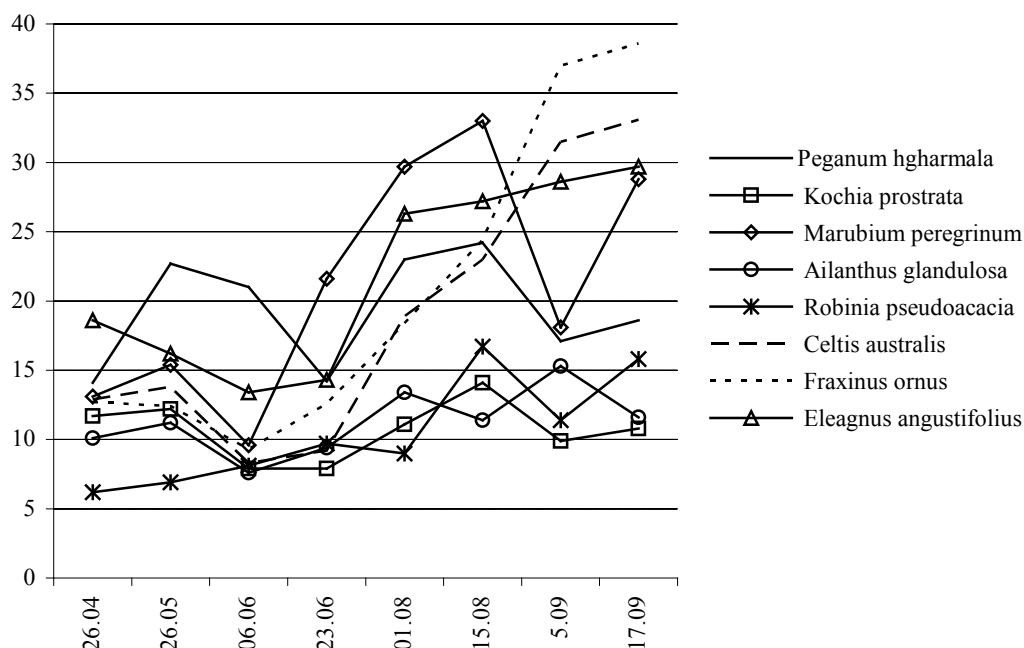
Одредувањето на водниот дефицит на листовите на растенијата може да служи како параметар преку кој се добива увид за водниот режим на растенијата, а во извесна мерка укажува и за водната состојба на почвата. Секоја позначајна промена во дефицитот на водата кај растенијата, мора да се одрази на активноста на растителните клетки. Ако постигне одредени критични вредности, тогаш неминовно доведува до оштетување на протоплазмата, намалување на неговата активност, па се до некротични оштетувања, а понекогаш и до угинување на поединечни органи или цело растение.

Порано одредувањето на водниот дефицит се вршеше на база на најмалата и најголемата содржина на вода во листовите. За најголема содржина на вода во почетокот се земала утринската вредност спред која се вршело споредување на највисокиот воден дефицит во текот на денот (Красноселскаја-Максимова, 1917). Покасно е утврдено дека и во утринските часови се забележува некој недостаток на вода во листовите. Поради тоа широка примена при одредувањето на водниот дефицит најде методот на Стокер (1928) и Литвинов (1951) кој се базира на вештачко донаситување на листовите со вода. Водниот дефицит се одредува од разликата помеѓу содржината на водата во листовите максимално заситени со вода во експериментални услови и моменталната содржина на вода, а се изразува во проценти во однос на свежата тежина на листовите максимално заситени со вода.

$$\text{Воден дефицит} = \frac{\text{Максимално заситени со вода} - \text{Моментална содржина}}{\text{Максимално заситени со вода}} \cdot 100 \%$$

Опенхаимер (1932) при изучувањето на водниот режим на средоземноморски растенија го користи поимот *сублетален воден дефицит*. Под овој поим авторот подразбира таков воден дефицит, кој предизвикува одумирање на најчувствителните клетки кои учествуваат во транспортирањето на водата. Во последните научни работи овој термин се применува во различни модификации, пример: како *критичен* или *летален воден дефицит* во работите на Хефлер, Ротенеург и др.; *непоправлив воден дефицит*, во работите на Џелникер итн.

Во литературата постојат голем број податоци кои укажуваат на границите на варирањето на водниот дефицит кај различни растителни видови во различни еколошки услови на живеење. На пример во египетските пустини по податоците на Стокер (1929), вредностите на водниот дефицит во природни услови кај ксерофитите се движел во граници од 30-50 %. Во руските пустински предели според Хаджикурбанова и Парпиев (1963) кај ефемерни и ефемероидни растенија во текот на вегетациониот период водниот дефицит варираше од 20-30 %. Кај степските растенија на западна Унгарија (според Стокер) варираше од 22-25 %. Кај тревести растенија од сувата Молдавија во почетокот на вегетацијата по податоците на Витко (1933), водниот дефицит варираше од 4-27 %, а во посувиот период во средината на летото од 30-50 %, во Арктикот по податоците на Стокер од 4-18 %. Вредностите на сублеталниот воден дефицит за време на сувиот период од растенијата се способни да издржат губиток од $\frac{1}{2}$ до $\frac{2}{3}$ од својата водна содржина.



Сл. 11 Сезонска динамика на дефицит кај некои растенија на локалитетот Гази Баба во Скопје

Ако се прати дневната и сезонската, или годишната динамика на водниот дефицит, можно е да се види дека постојат големи разлики помеѓу растителни видови кои вегетираат на пераридни до семиаридни подрачја и видови на хумидни станишта. Разлики постојат и помеѓу самите видови на едно исто станиште. На пример, на Гази Баба, Скопје, од 8 испитувани растителни видови *Ailanthus glandulosa* и *Kochia prostrata* покажуваат доста изедначена, како дневна така и сезонска динамика со годишни амплитуди пониски од 13 %. Наведените растителни видови се одликуваат со голема способност да господарат со водата во своето тело бидејќи развиваат длабок коренов систем со која се способни да се снабдуваат со вода од подлабоките почвени слоеви. Спротивно од наведените видови, *Fraxinus ornus* и *Celtis australis* се одликуваат со многу широки граници на варирање на водниот дефицит. Разликата помеѓу најниската дневна вредност која изнесувала 6,61 % и највисоката, 46,45 % измерени во текот на вегетацијата кај *Fraxinus ornus* била 39,84 %, што е многу повисока вредност од претходно споменатите.

На вообичаените методи за одредувањето на водниот дефицит, можат да им се препишат многу сериозни недостатоци бидејќи добиените вредности не се директно споредливи. Во случај водниот дефицит да се одредува на база содржината на водата, тогаш таа мора да се однесува или на свежа тежина при заситеност на листовите со вода, или пак на основа сувата тежина. Во првиот случај, ако водниот дефицит се одредува во однос на свежа тежина, постојат многу големи технички недостатоци. Полна заситеност растението постигнува само при исклучување на транспирацијата т.е. во темна просторија и кога воздухот е заситен со водена пареа. Меѓутоа во таков случај не може да се добие константна вредност бидејќи растението при такви услови не е во состојба да врши фотосинтеза, а пак дишењето нормално се одвива, а со тоа сувата материја се намалува. Овој недостаток донекаде може да биде отстранет во случај да водниот дефицит се мери при изолирани листови, ставени во вода до одредена висина во специјален стаклен сад кој е покриен со стаклено звоно каде атмосферата е заситена со водена пареа. Исто така, непогодна е за пресметување ако за основа се земе сувата тежина како единица за изразување на содржината на водата. Мали содржини на вода можат да се добијат поради поголемо учество на мртви клетки и во општо земено

клетки со дебели клеточни зидови. Според тоа, растителните видови со различна анатомска градба многу тешко можат да се споредуваат.

6.3 Хидратура на растителните клетки и ткива

Познавањето на содржината на водата во растителните клетки и ткива не даваат потполни елементи за разбирањето на водниот режим на растенијата. За одвивањето на животните процеси од помало значење е израмнувањето на водниот биланс, а поважно е да се знае во каква водна состојба се наоѓа протоплазмата, односно степенот на набабреноста на протроплазмата. На пример, протоплазмата на клетките од листови кои се изложени на светлина и листови на сенка, при изедначен или урамнотежен воден биланс, не се наоѓаат во иста водна состојба (хидричка состојба). Со цел да се сфатат правилно наведените односи, претходно е потребно да се објасни поимот *хидратура* и значењето на хидратурните прилики во клетките, ткивата, органите па и за целото растение.

Сфаќањето дека хидратурата претставува најдобар израз за водните односи во растението го застапува Валтер, еден од најистакнатите екофизиолози во денешно време.

Што се подразбира под поимот хидратура и во што е неговата суштина, најдобро може да се разбере од анализата на неколку експерименти кои ги наведува Валтер.

1. Се одгледува некое растение, пример пченка, како водна култура посебно во два сада со нормален хранлив раствор. Во секој сад има по 1 L вода. Во едниот сад се додава некоја хранлива материја, на пример, шеќер и тоа $171 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ раствор на кој начин осмотската вредност се зголемува за 1418 КРа. Во вториот сад останува само нормалниот хранлив раствор. Растенијата во нормалниот хранлив раствор ќе се развиваат нормално, а во растворот во кој е додаден шеќер, растенијата овенуваат односно заостануваат во растот. Додадената количина вода и во двата случаи е иста, но концентрацијата на растворот во садот каде што е додаден шеќер е многу повисока и со своето осмотско дејство го спречува примањето на водата со својот коренов систем.

2. Се поставува паралелен опит во песоклива и иловеста почва. Во секој сад се зема по 10 kg сува почва во кои се додава по 1 L вода. Се засејува семе од некое растение, пример овес или грашок. После одредено време може да се констатира дека растенијата во садот со песоклива почва нормално се развиваат, додека во иловачата заостануваат во растот. Тоа значи дека при влажност од 10 % кај иловестата почва водата е толку силно врзана за колоидните честички така да растенијата не се способни да ја примат. Во песокливата почва за разлика од глиневата водата, водата е врзана со послаби сили и таа е лесно достапна за растенијата. Тоа значи дека иако во двата случаи има иста количина вода, таа има различен ефект за растот и развојот на растенијата.

3. Во случај да се земе по 100 g семе од просо и семе од грашок и се стават поодделно во чаши каде што има по 30 g вода. После примањето на таа количина вода, по неколку денови семето од просото почнува да 'рти додека семето од грашокот воопшто не рти, иако и во двата случаи на располагање стоела иста количина вода. Семето на просото во моментот на максималното бабрење примило во себе само 30 % од својата сува тежина која количина на вода била доволна за 'ртење, додека семето на грашокот би требало да прими во себе вода скоро 100% односно толку колку што е и сопствената тежина за да може да набабри, а 30 g вода односно само една третина од својата тежина не е доволна за ртење.

Од прикажаните експерименти може да се види дека разликите во развитокот на растенијата не се условени од количините на водата која во секој експеримент во двете варијанти била иста, туку од осмотското дејство на хранливите раствори кое дејство го одредува релативниот напон на водените пареи. Со тој однос секогаш се изразува одредена водна состојба односно хидричка состојба. Релативната влажност е исто што и напонот на пареите. Кај телата кои не се максимално набабрени, релативниот напон на пареите е намален, а само при максимална набабреност е иста како и кај водата

односно 100 %. Доколку растворот е поконцентриран, во толку релативниот напон на пареите е помал. Пример, 17 % раствор на шеќер има релативен напон на пареи 98,9 %. Исто така при еднаква содржина на вода релативниот напон на пареите при иловеста почва е понизок отколку во песклива почва. За наведената водна состојба за која во сите случаи како мерка служи релативниот напон на пареите, според Валтер се користи терминот *хидратура* или скратено "**hy**". Под терминот хидратура се подразбира состојбата на водата во клетките спротивно на поимот хидратација под што се подразбира степен на обезбеденост со вода што зависи од количината на апсорбираната вода од страна на растението со сите свои механизми. Зборот хидратура има грчко потекло кој расчленет значи: *хидро*- вода, *атура*-нагласена состојба на нешто. Според тоа, зборот хидратура може да се користи кога станува збор за секој систем кој содржи вода (раствор, почва, воздух) и се изразува како релативен напон на водената пареа кој се одредува според формулата: $hy = P : P_o \cdot 100$, каде што P претставува вистински притисок на водената пареа во дадениот момент, P_o - максимален притисок на водената пареа при потполна заситеност на воздухот со водена пареа при одредена температура, а за да се изрази во проценти се помножува со 100.

Под поимот хидратура на протоплазмата не се подразбира силата на впирањето на клетката, односно релативниот напон на пареите на површината на клетката, туку хидратура на клеточниот сок од што зависи степенот на набабреноста на цитоплазмата. Тоа може да се објасни со следниот модел: Во случај еден сад да се наполни до одредена граница со некој раствор, пример: сахароза, а над растворот се стави плоча од желатин и се затвори со поклопец, во тој случај во воздушниот простор над растворот ќе има напон на пареи кој по својата вредност ќе одговара на концентрацијата на растворот. Сувиот желатин ќе прима вода и ќе бабри се дотогаш додека на неговата површина не се постигне истиот напон на водена пареа како и на растворот. За колку е растворот поконцентриран, за толку ќе биде понизок и напонот на водените пареи, а за толку и желатинот ќе бабри послабо. Според тоа, бидејќи осмотската вредност на растворот зависи од концентрацијата, може да се искористи како мерка за одредување на степенот на набабреноста на желатинот. Ваквото однесување во моделот може да се поистовети со процесите кои се случуваат во самата клетка од овој аспект. Растворот во садот одговара на клеточниот сок, желатинската плоча на цитоплазмата, а слојот на воздухот кој се наоѓа помеѓу растворот и желатинската плоча, одговара на семипермеабилната плазматска мембрана односно тонопластот. Од примерот можно е да се извлече заклучок дека степенот на набабреноста на протоплазмата мора да се менува во зависност од осмотската вредност на клеточниот сок, а пак тоа може да се искористи како мерка за одредување на степенот на набабреноста на протоплазмата. Според тоа одредувањето на осмотската вредност на клеточниот сок може да служи како показател на хидратурата на протоплазмата каде што со зголемувањето на осмотската вредност се добиваат сознанија за намалување на хидратурата на протоплазмата и обратно.

За одредувањето на осмотскиот притисок на клеточниот сок се користи криоскопскиот метод според Валтер којшто се заснова на смрзнување на раствори со различна концентрација при различни температури под нула каде што точката на мрзнењето е за толку пониска за колку концентрацијата на растворот е повисока. За криоскопирање се користи микроскоп по Друкер и Бурјан, а во последно време се користат и полуавтоматски криоскопи каде што осмотската вредност се изразува во милиосмоли и се многу попогодни за работа бидејќи за одредувањето на осмотскиот притисок се доволни само 0,3 ml клеточен сок, а една проба може да се одреди за само три минути. Во споредба со другите методи, криоскопскиот, има големи предности како што се: мерењето на осмотскиот притисок при нормален обем на клетките, не доаѓа до грешки предизвикани со промената на пропустливоста на клетката,

отсуствуваат промени кои се поврзани со предизвикан шок при изолирање на поодделни клетки или ткива, овозможено е одредување на средна вредност на осмотскиот притисок на цели ткива или органи, а одредувањето на точката на мрзнењето може да се одреди со голема точност и др.

Покрај предностите, криоскопскиот метод секако има и недостатоци. На пример, се јавуваат неизбежни грешки во процесот на умртувањето на клетките за време на варењето под водена пареа кога одредена количина вода се губи, а тоа доведува до извесно нереално снижување на точката на мрзнењето. Можно е да дојде до хидролитички процеси за време на варењето на растителниот материјал обично од ферментативна природа со што се зголемуваат осмотски активните материји, а со тоа и зголемување на вредностите на осмотскиот притисок. Нееднаков притисок при цедењето на клеточниот сок може да предизвика до преминување на различна количина вода од цитоплазмата и клеточниот сид во клеточниот сок. Металот од пресата можно е да предизвика каталитичко дејство и т.н.

Освен криоскопскиот, за одредување на осмотскиот притисок на клеточниот сок често пати се користи и плазмолитичкиот метод. Предностите на овој метод се состојат во тоа што дава можност на изучување на поодделни клетки, а можно е да се одреди паралелно пропустливоста и други својства на клетката. Меѓутоа плазмолитичкиот метод има многу недостатоци како што се: бавно одредување на осмотскиот притисок, субјективно гледање при одредувањето на почетната граница на плазмолизата, механички шок предизвикан со правењето на препаратот (разрежано ткиво), клеточниот сок кој излегува од повредените клетки можно е да делува на неповредените клетки.

6.3.1 Физиолошко и еколошко значење на хидратурата за растителните организми

Во различните органи на растенијата вредностите на осмотскиот притисок на клеточниот сок варираат но општо земено е констатирано дека корењата имаат најниска осмотска вредност, а листовите највисока. Тоа значи дека во рамките на самото растение постои одредено хидричко паѓање кое одговара на правецот на транспирациониот ток. Тоа може да се види и од податоците кои ги дава Диксон кај растението *Ilex aquifolium* кои се дадени во следната табела:

Листови со различна старост	1307-1590 КПа
Корења со дебелина од 4 mm	1043 КПа
Корења со дебелина од 3 mm	831 КПа
Корења со дебелина од 1 mm	770 КПа

Во случај да се споредат осмотските вредности на млади со постари листови, вредностите на осмотскиот притисок се повисоки кај последните, а листови кои се изложени на светлост имаат повисоки вредности од листови на сенка. Ако се споредат осмотските вредности на листови кои се наоѓаат на различни висини на растението, тогаш тие кои се на поголеми висини имаат повисоки вредности. На пример, кај питомиот костен на 2,5 m висина, осмотскиот притисок на клеточниот сок во листовите изнесува 1661 КПа, а на висина од 22,0 m се зголемува на 1904 КПа.

Иако изучувањето на водниот режим на растенијата обично се врши посредно со одредувањето на состојбата и промената на влажноста на воздухот или почвата, од посебен интерес е да се знае во кои рамки реагира самото растение кон тие фактори. За реакцијата на растението од решавачко значење не се секогаш надворешните фактори, туку промените кои поради нив настануваат во самото растение односно промената на

хидратурата на протоплазмата која може да се регистрира со промените на осмотските вредности на клеточниот сок. Во исти или слични еколошки услови кај некои растенија осмотските вредности можат силно да се менуваат, а кај други сосема малку. Според тоа и разликите односно амплитудите на варирањето помеѓу минималните и максималните вредности на осмотскиот притисок било да се работи за дневни или сезонски, кај поодделните видови се различни. Видовите кај кои тие разлики се незнатни се означени како *стенохидрични*, а пак видовите кои се одликуваат со големи амплитуди во варирањето се наречени *еурихидрични*. Стенохидричните видови се јавуваат или на станишта со урамнотежени водни услови или пак тие се многу хидростабилни т.е. располагаат со голема осмотска способност за прилагодување.

6.3.2 Физиолошко значење на хидратурата

Бидејќи хидратурата многу прецизно ги илустрира водните односи, мора да има големо значење за текот и интензитетот на другите животни процеси кај растенијата. Фактот што со хидратурата се одредува степенот на набабреноста на протоплазмата, а од тоа во голема мера зависи одвивањето на процесите на размената на материите, оди во прилог сфаќањето дека помеѓу хидратурата и поодделните животни функции на растението постои многу тесна врска. На пример, постои зависност помеѓу хидратурата и фотосинтезата, дишењето и растот од друга страна.

Што се однесува до фотосинтезата јасно можат да се утврдат врските со хидратурата на протоплазмата, особено кај хидрофитни растенија, чии листови немаат стоми, а со додавање на некои осмотски активни материи (пример сахароза) коишто можат да влијаат на хидратурата на протоплазмата. Утврдено е на пример кај *Elodea canadensis* (водена чума) дека интензитетот на фотосинтезата е обратно пропорционален со концентрацијата на клеточниот сок и при осмотска вредност од 1418 КРа достигнува нула вредност. На паѓањето на хидратурата особено се осетливи сувоземните растенија. Многу појасно може да се утврди влијанието на хидратурата врз продуктивноста на фотосинтезата ако се споредат, на пример, жетвените приноси во целата вегетациона сезона, односно ако се земе предвид крајната сума, а не поединечните краткотрајни резултати. На пример, ако се истражува осмотскиот притисок на клеточниот сок на листовите на есенска пченица низ целиот вегетациски период за време од две години, и тоа една година со аридна, а друга со хумидна клима, приносот во сувата година ќе биде многу понизок.

Што се однесува до односот помеѓу дишењето и хидратурата, кај нижите растенија (алги, габи, лишаи, мовови) прикажени на графички приказ, кривата на дишењето оди паралелно со кривата на бабрењето на протоплазмата, а на околу 90 % напон на водените пари, доаѓа до остро свиткување, т.е. при хидратура повисока од 96 %, изненадно брзо се покачува интензитетот на дишењето, а на хидратура од 100 % достигнува највисока вредност. Слични односи веројатно се забележуваат и кај вишите растенија но за нив има малку податоци. Кај степските растенија кои добро поднесуваат овенување се забележува намалување на издвојувањето на CO_2 со самото зголемување на водниот дефицит. Пример, интензитетот на дишењето кај *Centaurea scabiosa*, според податоците на Илјин со постепено губење на водата, интензитетот на дишењето е следното:

Губење на вода во листовите:	0 %	29 %	41 %	52 %
Релативно издвојување на CO_2 :	100 %	98 %	85 %	84 %

Потребно е да се нагласи дека на друг начин протекуваат дисимилациските процеси, ако поради снижувањето на хидратурата настапува оштетување на растението

што се случува при силно венење на осетливите растенија. Во такви случаи, силно се зголемува интензитетот на дишењето, често пати и до 160 % над нормалното, со што доаѓа до губење на значајна количина сува материја бидејќи синтетичките процеси се изразито осетливи на снижувањето на хидратурата.

Со снижувањето на хидратурата доаѓа и до забавување на растењето кај растителните видови, што е добро изразено кај нижите растенија, а кај вишите растенија многу потешко се утврдуваат квантитативните односи на растот во функција на нарушена хидратура. Но, по експериментален пат е докажано дека постои зависност и кај вишите растенија, односно со зголемувањето на хидратурата се забрзува растењето особено на изданокот, иако е сосема малку забележливо.

6.3.3 Еколошко значење на хидратурата

Врз основа на хидричката состојба, растителните организми можат да се поделат во две групи и тоа на *поикилохидрични* и *хомеоихидрични*.

Поикилохидрични растенија се на пример бактериите, модрозелените алги, лишаите и мововите. Тие немаат некој постојан сопствен воден режим, односно сопствена хидратура. Доколку живеат во вода, нивната хидратура малку се разликува од хидратурата на стаништето, што значи хидратурата на клетките кај овие растенија пасивно ја прати хидратурата на околината. Во однос на примањето на водата талофитите се однесуваат како неживи набабрени тела. Од еколошка гледна точка многу е важна способноста на поикилохидричните растенија да поднесат скоро потполно исушување и да преминат во латентна животна состојба, а после повторно навлажување се враќаат во нормална животна состојба. Таа способност не е во иста мерка изразена кај разните видови од талофитите. На пример, алгите кои живеат постојано субмерзно не поседуваат такво својство, а кај другите кои живеат на копното таквото својство може да биде силно изразено.

Кај мововите исто така е присутно прилагодување на осмотските вредности кон водните односи на стаништето. Од тоа зависи и степенот на исушување кој можат да го поднесат. На пример, *Aplozia sphaerocarpa* која живее во влажно станиште, поднесува исушување само 5 % од вкупната содржина на водата, додека мововите кои вегетираат на варовности камењари издржуваат без последица преку месец дена во ексикатор во присуство на H_2SO_4 која е многу јако хигроскопно средство.

Папратите, на некој начин претставуваат преодна група помеѓу поикилохидричните реастенија и хомеоихидричните. Проталиумот покажува поикилохидрични карактеристики, додека спорофитот кај папратите со мали исклучоци ги има сите одлики на хомеоихидрично растение.

Иако цветниците се типични хомеоихидрични растенија, интересно е дека и меѓу нив постојат некои претставници кои се поикилохидрични. На пример, некои видови од ангиоспермите кои ги има и кај нас како што се: *Ramonda nathaliae*, *Ramonda serbica*, *Pinus halepensis*, *Carex physoides*, *Olea europaea* и др. можат да поднесат скоро потполно исушување.

Хомеоихидрични се претставниците од поголемиот број виши растенија. Тие својата хидратура можат да ја одржуваат константно, само ако губитоците на вода кои се резултат на транспирацијата, лесно се надокнадуваат со примањето на нови количини вода со помош на кореновиот систем од почвените слоеви. Тоа се одвива без потешкотии при висока релативна влажност на воздухот и оптимална содржина на вода во почвата. При неповолни водни односи во почвата растенијата не се во можност да одржуваат изедначен воден биланс бидејќи со транспирацијата се губи поголема количина вода отколку што растението е во можност да прими. Бидејќи водата во растителниот организам претежно се наоѓа во клеточниот сок, осмотската вредност се

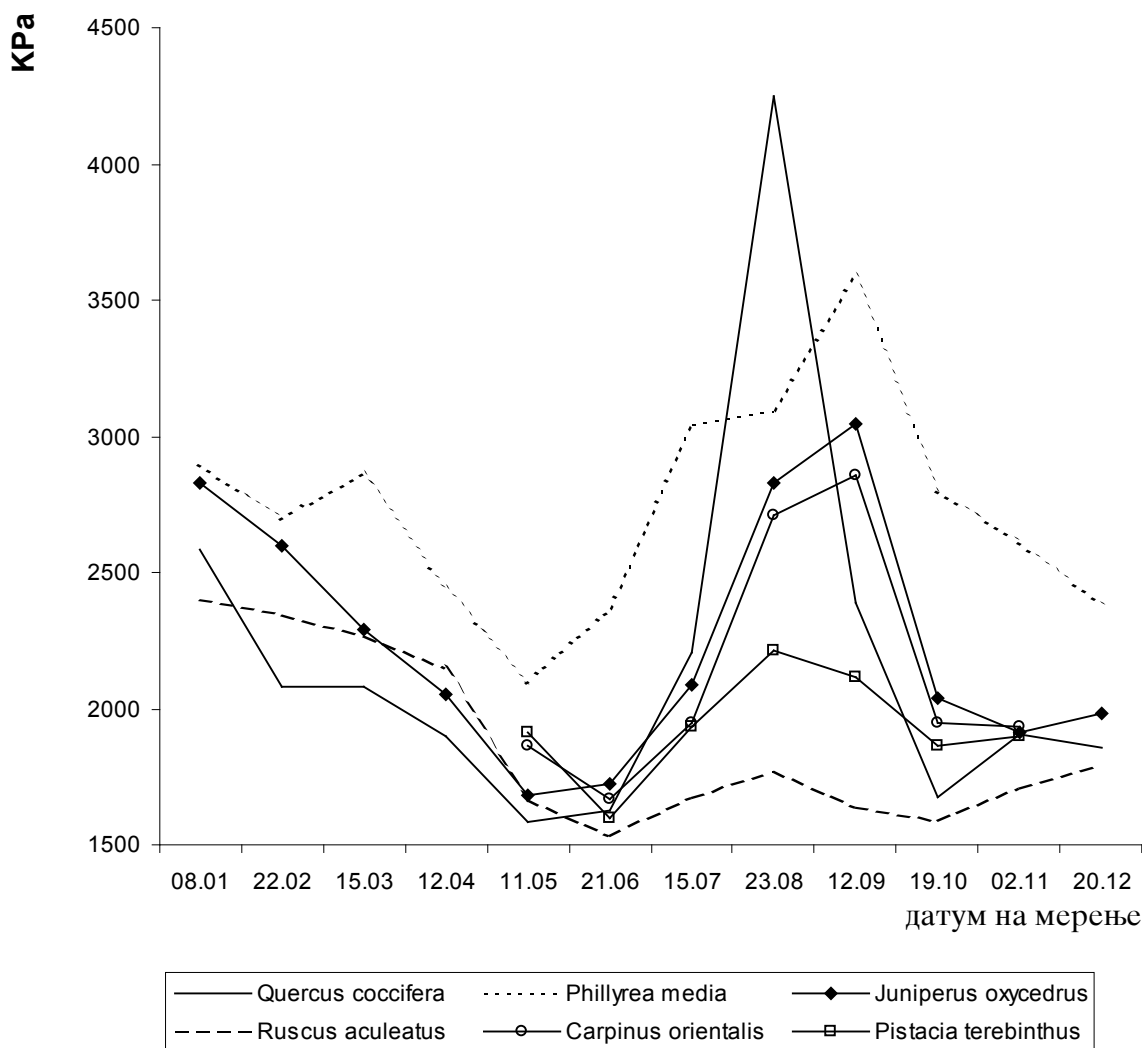
покачува, а паѓа хидратурата на протоплазмата. Тоа значи дека секое нарушување на водниот биланс има за последица зголемување на осмотските вредности, а со тоа и снижување на хидратурата на протоплазмата. Било кој надворешен фактор може да влијае на животот на растението, само ако предизвика било каква промена во состојбата на протоплазмата. Во таа смисла, осмотската вредност служи како индикатор на водните односи под кои растението се наоѓа. При пореметен воден биланс се предизвикуваат каузални промени во кои се вметнува и варирањето на осмотскиот притисок. Тоа може да се претстави на следниот начин: отежнето снабдување со вода доведува до пасивно зголемување на осмотските вредности на клеточниот сок со што истовремено се вршат промени во структурата на протоплазмата, а тоа доведува до активно зголемување на осмотските вредности при што се зголемува отпорноста кон сушата и се потенцира образување на ксероморфна структура кај новоформираните органи.

6.3.4 Дневни и сезонски варирања на осмотските вредности на клеточниот сок

Поради тоа што снабдувањето на растенијата со вода се менува во текот на денот и сезоната во зависност од снабденоста на почвата со вода од една страна и интензитетот на испарувањето по пат на транспирација од друга страна, кај секој растителен вид може да се констатира дневно и сезонско варирање на вредностите на осмотскиот притисок на клеточниот сок. Колкави ќе бидат дневните или годишните варирања, ќе зависи од конкретните климатски карактеристики на поодделните станишта или предели како и од генетските карактеристики на растителните видови односно дали станува збор за хидролабилно или хидростабилно растение.

Во Република Македонија вршени се изучувања на дневната и сезонската динамика на осмотскиот притисок на клеточниот сок на повеќе медитерански видови, како зимзелени, така и листопадни кои се карактеристични за ксеротермофилната заедница **Coccifero-Carpinetum orientalis**, распространета по долниот тек на реката Вардар (Демир Капија, Валандово, Струмица, Гевгелија.)

Во наведеното подрачје, каде летата се изразито суви и жешки, а зимите влажни и ладни, годишната динамика на осмотскиот притисок во клеточниот сок во лисните ткива кај испитуваните зимзелени медитерански видови, покажува тенденција на снижување на вредностите почнувајќи од зимските кон пролетните месеци и почетокот на летото, додека во јули, август и септември се измерени највисоки вредности на осмотскиот притисок, за да во есенските месеци вредностите по својата големина се доближат до вредностите добиени во зимските месеци. Релативно високите вредности во зимските месеци кај зимзелените медитерански видови во нашите климатски услови, укажуваат на еден вид адаптација со што се заштитуваат ткивата и клетките од ниските температури, што е потврдено и од други истражувачи. Максималните вредности постигнати во втората половина од летото и почетокот на есента се одраз на изразито сувата клима, снижените содржини на вода во листовите како и акумулација на осмотски активни материи во клеточниот сок со самото стареење на листовите. Тоа се потврдува со фактот дека со почетокот на есенските дождови, поради зголемената хумидност на климата, вредностите на осмотскиот притисок се снижуваат. Во пролетните месеци и почетокот на летото, кога хидротермичките услови се најповолни, а лисните ткива се млади и сеуште недооформени, осмотските вредности се релативно ниски што укажува на поволна хидратура на ткивата и клетките.



Сл. 12 Годишна динамика на осмотскиот притисок во листовите на некои растителни видови во ксеротермофилната заедница *Coccifero-Carpinetum orientalis* во локалитетот Смоквица, Гевгелиско.

Иако постојат сличности помеѓу генетски различните видови во годишната динамика на осмотскиот притисок, постојат доста големи разлики во апсолутните вредности помеѓу различните видови во истата заедница кои живеат под слични еколошки услови. Во подолниот приказ ќе ги прикажеме максималните вредности на осмотскиот притисок постигнати во истражувачката година кај испитуваните видови:

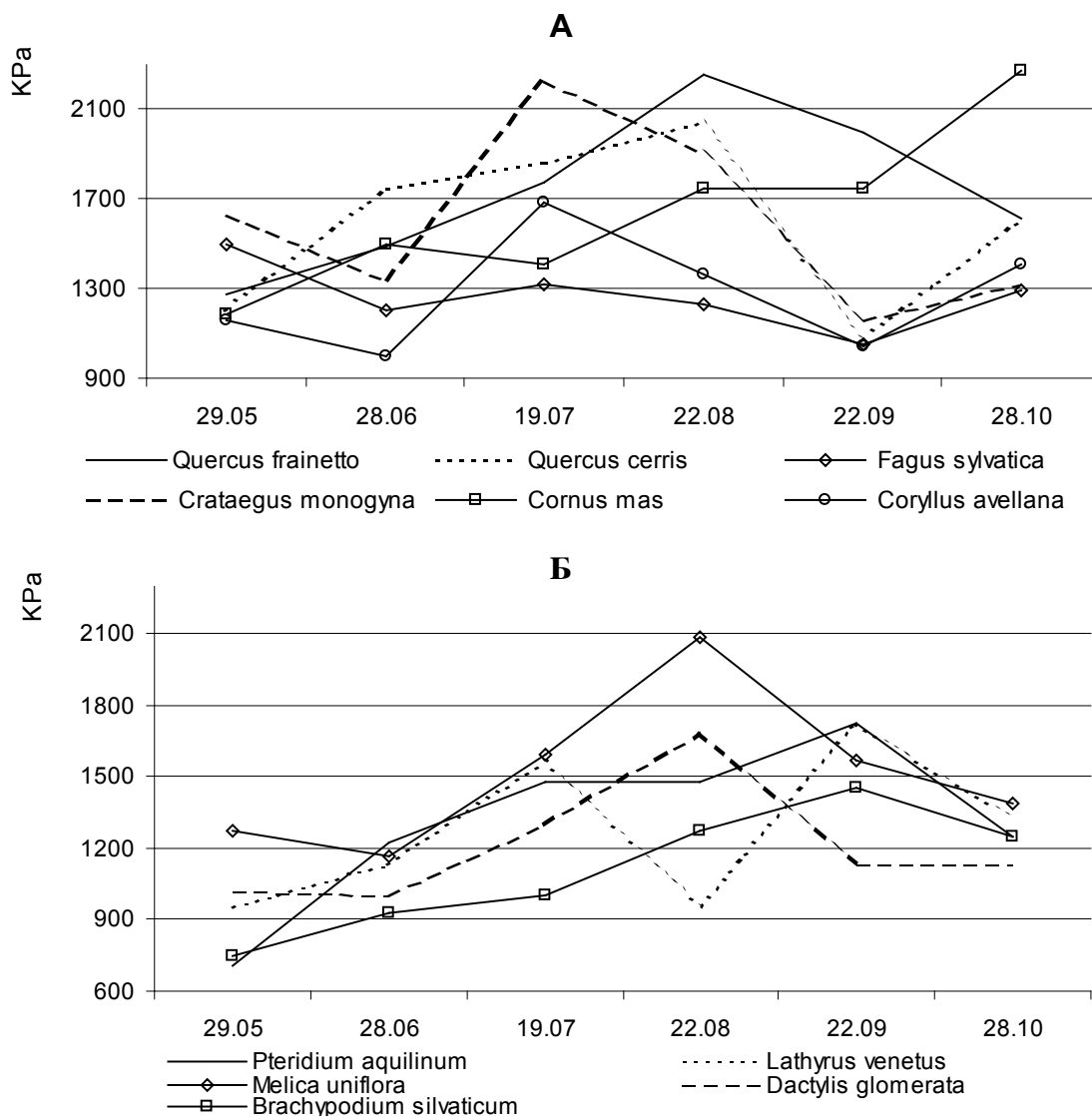
<i>Phillyrea media</i>	4577 kPa
<i>Juniperus oxicedrus</i>	3847 kPa
<i>Juniperus excelsa</i>	3939 kPa
<i>Buxus sempervirens</i>	3587 kPa
<i>Carpinus orientalis</i>	3154 kPa
<i>Quercus coccifera</i>	2655 kPa
<i>Ruscus aculeatus</i>	2338 kPa
<i>Pistacia terebinthus</i>	2937 kPa

За разлика од видовите на термоксерофилната заедница на прнарот во долниот тек на реката Вардар, осмотските вредности кај значајните тревести и дрвенести видови на дабовата шумска заедница ***Quercetum frainetto-cerris macedonicum***, која вегетитра

на планината Галичица на повисока надморска висина и при поповолни хидротермички услови, не поминуваат повисоко од 2500 KPa во текот на целиот вегетациски период.

Кај испитуваните видови вредностите на осмотскиот притисок варираат во граници од:

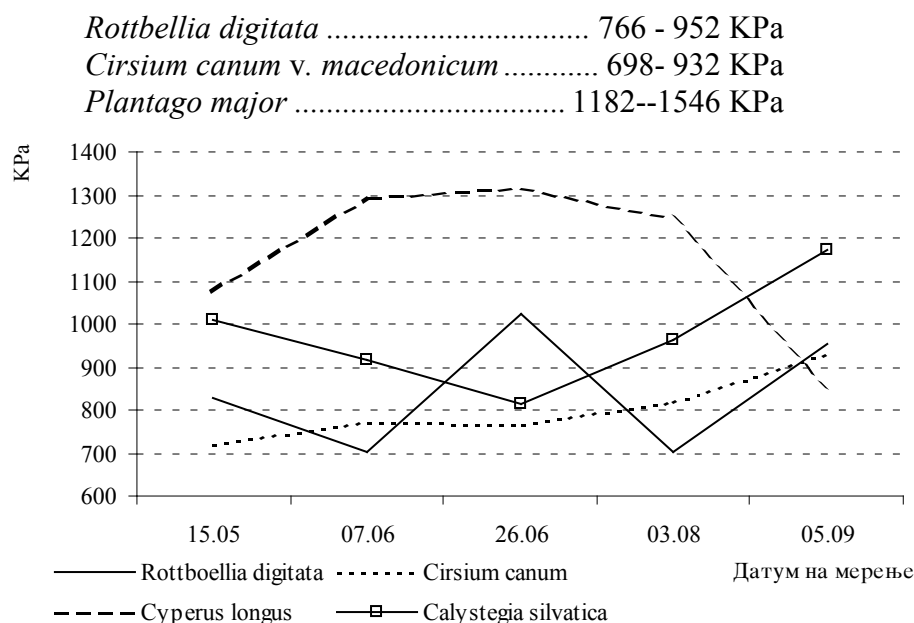
<i>Quercus frainetto</i>	1271 - 2259 KPa
<i>Quercus cerris</i>	1067 - 1612 KPa
<i>Crataegus monogyna</i>	1317 - 2226 KPa
<i>Fagus sylvatica</i>	1057 - 1295 KPa
<i>Cornus mas</i>	999 - 1681 KPa
<i>Pteridium aquilinum</i>	704.- 1725 KPa
<i>Lathyrus venetus</i>	954 - 1725 KPa
<i>Melica uniflora</i>	1165 - 2089 KPa
<i>Dactylis glomerata</i>	999 - 1681 KPa



Сл. 13 Сезонска динамика на осмотскиот притисок на клеточниот сок во листови на некои дрвенести (А) и тревести (Б) растителни видови во мезоксеротермофилната заедница *Quercetum frainetto-cerris macedonicum* во Националниот парк "Галичица".

Вредностите добиени од испитувањата на хидратурата на растителните видови во низинските ливадски заедници во скопската котлина, каде што подземната вода се наоѓа на многу високо ниво, се изразито ниски. Поради тоа, како дневната, така и

сезонската динамика на осмотскиот притисок не покажуваат големи варирања. Во асоцијацијата **Hordeeto-Caricetum distantis** вредностите во текот на вегетацијата варираат во следните граници:



Сл. 14 Сезонска динамика на осмотскиот притисок на клеточниот сок во листовите на некои растителни видови од низинските ливади на скопската котлина

Според податоците на Аткинс, при блага атлантска клима во Ирска, годишната динамика на осмотските вредности, на пример кај *Ilex aquifolium*, во околината на Даблин, каде што секогаш климата е умерено влажна и изедначена за време на целиот вегетациски период, е скоро праволиниска. Во Средна Европа кадешто зимите се поладни во споредба со Ирска, осмотските вредности во зимските месеци се значајно зголемени. Според податоците на Р. Поповиќ за осмотските вредности на значајните видови од заедницата **Quercus-Carpinetum serbicum** на Фрушка Гора, кај повеќето видови била забележена тенденција на зголемување на осмотските вредности од пролетните месеци кон летните и есенските. Кај дрвјата и грмушките осмотските вредности варираше од 547-3030 KPa. Кај растителните видови од приземниот кат во истата заедница варираат од 329-3057 KPa. Според податоците на Балтер, кај листопадни дрвја и грмушки исто така во Средна Европа, вредностите на осмотскиот притисок варираше од 1000 - 2533 KPa, а кај скиофитите од 405 - 1519 KPa.

Во врска со дневната динамика на осмотскиот притисок прикажана на графички приказ, може да се констатира дека дневните промени во вредностите се условени главно од промените на надворешните климатски фактори како што се: релативната влажност и температурата на воздухот, интензитетот на светлината, а од друга страна специфичниот карактер на реакцијата на самото растение на тие фактори. Освен тоа, минималните и максималните вредности на осмотскиот притисок кај различните растителни видови во различно време во текот на денот се јавуваат, а често пати тие кај некои видови не се поклопуваат со минималните односно максималните вредности на надворешните климатски фактори. Обично во нашите истражувања кои ги вршеме на Гази Баба, Демир Капија, Гевгелија, Дојран, Галичица, па и во Фрушка Гора од страна на Р. Поповиќ, максималните вредности се измерени во временскиот интервал од 12-16 часот. Кај повеќето испитувани видови, дневната динамика забележува едноврвна крива, двоврвна крива кај помал број видови, а релативно малку се забележени троврвни криви. Од бројот на врвовите кои се јавуваат во дневната динамика на

осмотскиот притисок, можно е да се суди за потешкотиите со кои се судруваат растенијата на своите станишта во поглед на својот воден режим. Растителни видови кои покажуваат едноврвни криви или пак покажуваат праволиниски ток, располагааат со доволни количини на вода, односно имаат поповолни водни односи во стаништето каде што живеат во споредба со видовите каде што дневната динамика на графички приказ покажува двоврвна или повеќе врвна крива на осмотските вредности.

Во изразито ладните климатски подрачја, максималните осмотски вредности се јавуваат во касните зимски месеци и тие се за толку повисоки за колку климата е поладна.

6.3.5 Осмотски спектар

На основа обилниот материјал од мерењата на осмотскиот притисок на различни растителни видови кои припаѓаат во различни систематски групи, за различни временски периоди, во различни станишта со различни климатски карактеристики, Валтер составил "осмотски спектар". Во тој спектар за секој вид се повлекува линија која ги спојува најниската и највисоката вредност на осмотскиот притисок за дотичниот вид. Доколку имаме поголем број мерења за еден вид, во толку е поголема веројатноста да биде опфатена целата варијациона ширина на осмотскиот притисок на видот.

Значењето на осмотскиот спектар кој го дава Валтер за растенија од различни делови на светот се состои во тоа што дава можност брзо запознавање на хидратурата на растенијата од различни еколошки групи, како и одредување на границите во кои се менува осмотскиот притисок на поедините растителни видови.

Во врска со амплитудите на варирањето (должината на линијата на спектарот) на осмотскиот притисок, може да се каже дека видовите кои живеат во различни еколошки услови, во различни заедници, имаат различни амплитуди. Големината на амплитудата зависи во прв ред од специфичноста на самиот испитуван вид, а потоа од делувањето на надворешните климатски фактори и типот на заедницата, односно дали дотичниот вид е хидролабилен или хидростабилен, како и од конкретните водни односи на стаништето. Според амплитудите на колебањето на осмотските вредности, како што кажавме и порано, растенијата можат да се поделат на стенохидрични, кои вегетираат на станишта со урамнотежени водни односи или пак се многу хидростабилни т.е. поседуваат големи можности за осмотско прилагодување. Кај нив колебањата на осмотските вредности се незначителни. Втората група растенија се означени како еурихидрични каде амплитудите на варирањето на осмотските вредности се големи.

6.3.6 Концентрација на клеточниот сок

Се мери рефрактометриски како дополнителен метод за одредување на осмотскиот притисок. Рефрактометарот е градуиран така да дава проценти на сахароза. Според тоа, вредностите добиени на рефрактометарот претставуваат условни вредности изразени во проценти на сахароза, а не стварна концентрација на клеточниот сок. Доколку помеѓу рефрактометриските и осмотските вредности мерени криоскопски, во годишната динамика се утврди корелација, рефрактометрискиот метод може да се користи, меѓутоа и тогаш вредностите се земаат како релативни.

Рефрактометрискиот метод најчесто се користи при одредувањето на количината на водата потребна за наводнување на културните растенија. На пример, Креб смета дека за голем број испитувања и за практични цели, доволно е да се користи само рефрактометрискиот метод бидејќи добиената вредност покажува дали хидратурата на растенијата е падната под оптималните вредности, а тоа значи дали растенијата би требало да се наводнуваат или не.

Според испитувањата на многу истражувачи како што се: Филипов, Бабушкин, Белик и др., помеѓу концентрацијата на клеточниот сок, влажноста на почвата, температурата и релативната влажност на почвата, постои корелативен однос. Со испитувањата на хидратурата на растенијата од страна на Којиќ, Цинцивиќ и Поповиќ, 1970 година и др., паралелно била мерена и концентрацијата на клеточниот сок рефрактометриски. Констатирано било дека постои јака корелација помеѓу вредностите мерени осмометриски вредностите мерени рефрактометриски. Таков корелативен однос е констатиран и во истражувањата на осмотскиот притисок и концентрацијата на клеточниот сок и во нашата Република кај повеќе растителни видови од различни заедници, каде што тој однос е толку изразен што минималните и максималните вредности на двата параметри се измерени во исти временски период.

6.4 Енергија на впивање (смукање)

Притисокот на дифузијата на водата кога се наоѓа во раствор е помал од притисокот на дифузијата на чиста вода при иста температура. Разликата во слободната енергија помеѓу чистата вода и вода во раствор според Козловски е означена како "дефицит на притисокот на дифузијата" или енергија на впивање.

Донекаде и осмотскиот притисок на клеточниот сок ја одредува енергијата на впивањето на клетката, меѓутоа според Алексеев, да се суди или да се дава заклучок за активноста на водата во зависност од висината на вредностите на осмотскиот притисок на клеточниот сок, може да биде само приближно, а поточно би било да се поврзува активноста на водата со вредностите на енергијата на впивањето.

Бидејќи клеточната мембрана (сид) има ограничено бабрење, со примањето на водата се растегнува (се доведува во напната состојба) и покажува еластичен спротивен притисок на содржината на клетката кој делува во правец спротивен на осмотскиот притисок, тежнеејќи да се изедначи со него. Со понатамошното зголемување на обемот на клетката, притисокот на клеточниот сид ќе се зголемува и на крај ќе настапи момент кога тој притисок ќе се изедначи со хидростатичкиот притисок на клеточниот сок, со што понатамошното зголемување на обемот на клетката се прекратува и доаѓа до одредена рамнотежа која можеме да ја означиме како состојба на потполна заситеност на клетката со вода. Во тој момент целокупниот осмотски потенцијал на клеточниот сок се претвора во хидростатички притисок кој условува напрегната состојба на клетката и е означен како *тургорен притисок* (T). Спротивниот притисок на клеточната мембрана се означува со буквата "W" и секогаш е еднаков на тургоровиот хидростатички притисок но по знакот спротивен на него. Во такви услови кога осмотскиот притисок е еднаков на тургоровиот притисок, а тој пак на противпритисокот на клеточната мембрана ($P = T = W$), клетката нема ни да прима ниту да оддава вода, било колкава да е концентрацијата на клеточниот сок внатре во клетката. Ваква состојба можно е да се забележи единствено кај водните растенија, а скоро никогаш кај копнените. Како резултат на транспирацијата, клетките кај сувоземните растенија никогаш не се заситени со вода и тургоровиот притисок не ја достигнува својата полна големина т.е. осмотскиот притисок обично за цело време ќе биде повисок од тургорот. Таа разлика во вредностите помеѓу осмотскиот притисок и тургоровиот притисок е *енергијата на впивањето* (S), или преостанат дел кој е способен да прима вода. Поради тоа по правило кај сувоземните растенија осмотскиот притисок има поголема вредност од енергијата на впивањето односно осмотскиот притисок е еднаков на тургорот плус енергијата на впивањето ($P = T + S = S = P - T$).

На енергијата на впивањето на клетката како екофизиолошки параметар на водниот режим на растенијата, поголемо значење му придавал Шардаков. Авторот укажува дека секоја клетка впива и задржува вода со одредена сила. При поволно

снабдување со вода, силата на впирањето на клетката е релативно мала, а се зголемува при недостаток на вода и тоа толку повеќе за колку е помала заситеноста на растителните клетки со вода. Во случај растенијата да трпат недостаток на вода, енергијата на впирањето на нивните клетки се зголемува и тие со поголема сила ја привлекуваат кон себе водата од почвата или од соседните клетки и со поголема сила ја задржуваат. Тоа му овозможува на растенијата понекогаш да вегетираат во многу сурови услови односно во станишта кои се карактеризираат со недостаток на вода како што се на пример пустините, полупустините итн.

Според податоците на Шардаков, кај културата памук која не се наводнувала, енергијата на впирањето во текот на вегетациониот период колебала во широки рамки. Во пролетните месеци кога содржината на водата во почвата е сепак голема, енергијата на впирањето изнесувала 1874 кПа. Летото при намалена содржина вода во почвата, висока температура и намалена релативна влажност на воздухот, вредноста на енергијата на впирањето се зголемува на 3039 кПа, а есента повторно паѓа на 26000 кПа.

Енергијата на впирањето се менува и преку денот. Во утринските часови е помала во споредба со пладневните и попладневните часови кога интензитетот на транспирацијата се зголемува, а кон приквечерните и вечерните часови, со снижувањето на интензитетот на транспирацијата енергијата на впирањето се намалува.

При нормални водни односи, осмотскиот притисок покажува секогаш повисоки вредности или еднакви со вредностите на енергијата на впирањето. Меѓутоа кај растителни видови особено кај ксерофитите, при прекумерно губење на вода, енергијата на впирањето понекогаш ја надминува вредноста на осмотскиот притисок. Во литературата вакви појави се познати и опишани од повеќе истражувачи. На пример, Писек и Картељери ваква појава забележуваат во листови кај поголем број растенија во попладневните часови. Сабинин забележал повисоки вредности на енергијата на впирањето од вредностите на осмотскиот притисок во листовите на *Pinus laricio*. Слејтер кај *Solanum lycopersicum* константирал повисока вредност и тоа за 506 кПа, а кај *Gossypium hirsutum* за 1013 кПа. Шардаков, ваква појава забележува кај памукот во попладневните часови, а и ние во нашите истражувања вршени на Гази Баба кај повеќе фанерофитни видови особено во летните попладневни часови.

Причините за ваквата појава се објаснуваат со појавата на негативен тургорен притисок. Се допушта дека постои односно се појавува негативен тургорен притисок кој има влијание на зголемувањето на водозадржувачките сили во ткивата на листовите. Појавата на негативниот тургорен притисок може да се објасни на следниот начин: Како што е и порано кажано, енергијата на впирањето резултира од разликата на осмотскиот притисок и тургоровиот притисок ($S = P - T$). Според тоа енергијата на впирањето ќе достигне максимална вредност кога тургорот ќе биде равен на нула ($T = 0$). Ако губењето на водата во растителната клетка и понатака продолжи макар да е постигнат минимален тургорен притисок, протоплазмата на поедини места не се одвојува од клеточниот сид (мембрана). Обемот на протоплазмата при понатамошното обезводнување се намалува, а клеточната мембрана се деформира формирајќи вдлабнатини кои се силно поврзани со протоплазмата. Мембраната не само што не притиска на протопластот, туку обратно се стреми да го растегне протопластот кон надворешната страна, односно спротивно на силата со која протопластот ја влече мембраната кон внатре со постојаното намалување на обемот како резултат на губењето на водата. Поради тоа тургоровиот притисок добива негативна вредност: $S = P - (-T) = S = P + T$

Тоа значи дека вредноста на тургоровиот притисок се додава на вредноста на вредноста на енергијата на впирањето и на тој начин таа добива поголема вредност од осмотскиот притисок. Висината на негативниот тургорен притисок зависи од екстремноста на еколошките услови на живеење односно од степенот на аридност на

климата, како и од степенот на еластичноста на клеточниот сид. Обемот на постарите клетки кои имаат дебели клеточни сидови се менува сосема незначајно, додека клетките со тенки сидови, со впирањето или одавањето на водата, обемот го променуваат за 30-40 %. Кај тенкосидните клетки негативниот тургор притисок не може да постигне големи вредности, а спротивно на нив кај клетки со дебели сидови се јавува голем негативен тургор притисок, но поради слабите промени на обемот и формата на клетките, морфолошки не се преметуваат знаци за појава на висок воден дефицит.

Од изнесеното може да се заклучи дека енергијата на впирањето на клетката се јавува како важен показател на водниот режим на растенијата. Според динамиката и висината на вредностите на енергијата на впирањето, можно е да се суди за степенот на снабденоста на растението со вода. Нагло зголемување на енергијата на впирањето е знак на појава на голем воден дефицит особено кај растенија кои не се или слабо се приспособени кон суша.

6.5 Транспирацијата како екофизиолошки параметар на водниот режим

Транспирацијата е физиолошки процес кои стои во тесна врска со примањето и спроведувањето на водата. Поради тоа што изучувањето на водниот режим на растенијата преку примањето и спроведувањето на водата е потешко да се изведува, екофизиолозите често пати се обидуваат преку изучувањето на интензитетот и динамиката на транспирацијата, посредно да добијата престава за водната состојба на растенијата. И при изучувањето на транспирацијата се јавуваат проблеми во врска со методолошкиот пристап при што се настојува истражувањата да се вршат кога растенијата се наоѓат во природни услови на своето станиште, а не во изменети услови.

Во денешно време мерењето на транспирацијата во природни услови се врши по методата на Стокер, така наречена "моментална метода" која се состои во брзо мерење на листовите на торзиона вага и по експонирањето на отсечените листови во природни услови 1 - 5 минути, повторно се мери нивната тежина. Се смета дека за тоа кратко време не е можно да се извршат некои битни промени во листовите и од разликата во тежината на листовите од првото мерење и после експонирањето се одредува истраспирираната вода пресметано за одредено време на одредена лисна површина или тежина. Наведената метода била критички испитувана од страна на голем број истражувачи. Секако дека и наведениот метод на мерење на транспирацијата има свои недостатоци, пример, претрпен шок со отсечувањето на листот од матичното растение со сите други последици кои следат, меѓутоа овој метод се покажа како најдобар за теренски истражувања и е прифатен од многу истражувачи и широко се применува во светот.

Транспирацијата како физиолошки процес во основа базира на Далтоновиот закон од кој следи дека таа стои во права корелација со дефицитот на заситеноста на воздухот со водена пареа, односно од релативната влажност на воздухот. Исто така врз транспирацијата влијание укажува и температурата на воздухот бидејќи со нивното зголемување се зголемува и притисокот на водените пареи. На пример, при релативна влажност на воздухот од 100 % при различни температури релативниот напон на водените пареи се менува на следниот начин:

температура [°C]	притисок на водените пареи [mm Hg]
0	4,58
10	9,21
20	17,54
30	31,82

Во случај да воздухот е заситен со водена пареа 100 %, на температура од 20 °C, притисокот на водените пари е 17,5 mmHg. Во случај да сакаме да пресметаме колкав ќе биде напонот на водените пари при пониска релативна влажност на воздухот, на пример, 70 %, тогаш ќе постапиме со простото тројно правило:

$$\begin{array}{rcl}
 100 \% & \dots\dots\dots & 17,5 \text{ mmHg} \\
 70 \% & \dots\dots\dots & x \text{ mmHg} \\
 \hline
 & & x = 12,25 \text{ mmHg}
 \end{array}$$

Ако во интерцелуларите на растителното ткиво релативната влажност изнесува 100 %, при температура од 20 °C, а релативната влажност во атмосферата изнесува 70 %, во тој случај диференцијалниот притисок на парите во интерцелуларите и атмосферата ќе биде: $17,50 - 12,25 = 5,25 \text{ mmHg}$. Во случај да релативната влажност на воздухот биде уште пониска, на пример, 50 %, тогаш, разликата во напонот на водените пари ќе биде поголема ($17,50 - 8,25 = 9,25 \text{ mmHg}$).

$$\begin{array}{rcl}
 100 \% & \dots\dots\dots & 17,5 \text{ mmHg} \\
 50 \% & \dots\dots\dots & x \text{ mmHg} \\
 \hline
 & & x = 50 \cdot 17,5 : 100 = 8,25
 \end{array}$$

За колку е разликата на напонот на водените пари помеѓу растителното ткиво и атмосферскиот воздух поголема, за толку и транспирацијата ќе биде повисока. Потребно е да се има во предвид дека помеѓу зголемувањето на површината на листовите, со самото растење во текот на вегетацијата, големината на транспирацијата нема директна пропорционална зависност. На пример, кај компирот при зголемување на лисната површина за 10 пати, транспирацијата ќе се зголеми само за 2,4 пати. Тоа укажува дека Далтоновиот закон не може да даде права петстава за количината на испарената вода од растителниот организам во текот на неговиот раст, а со самото тоа и за количината на вода која би требало да се користи за наводнување на растенијата. Во тоа се состои и битната разлика помеѓу законитостите на испарувањето на вода од слободна нежива површина (што е чисто физички процес) и тие кои се однесуваат на транспирацијата која претставува физичко-физиолошки процес бидејќи колку вода ќе испари, не зависи само од надворешните физички фактори, туку и од реагирањето на самиот растителен вид.

6.5.1 Единици на мерење на транспирацијата

Кога станува збор за мерење на транспирацијата во суштина ние го мериме интензитетот во текот на денот и сезоните. Под интензитет на транспирацијата се подразбира количина на вода испарена од растението во единица време, од единица маса или единица лисна површина. Обично интензитетот на транспирацијата се изразува во грамови вода испарени од растението за еден час од еден грам свежа маса или единица лисна површина. Интензитетот на транспирацијата кај поголемиот број растителни видови изразено на 1 g свежа маса за 1 час варира од 0,1 - 3 g, но се забележани и многу повисоки вредности, но тоа се повеќе исклучоци отколку општо правило.

Имајќи во предвид дека транспирацијата може да биде кутикуларна и во најголема мерка стоматарна, тогаш мора да биде во врска со степенот на отвореноста на стомите. Тоа пак, укажува дека постои закономерност помеѓу интензитетот на транспирацијата и фотосинтезата односно образување на сува материја. Таа вредност се изразува со поимот *транспирационен коефициент*. Тој коефициент значи количина на вода испарена од растението за образување на 1 g сува материја. Еден руски истражувач (Иванов) вовеле друг коефициент означен како *продуктивност на транспирацијата*, под кој поим се подразбира грамови на сува материја кои се образуваат при испарување на 1 l вода, што значи обратна величина на транспирациониот коефициент.

6.5.2 Дневна и годишна динамика на транспирацијата

Во случај да растителните видови вегетираат во станишта каде условите во поглед снабденоста на растенијата со вода се поволни, пример, растенија кои живеат во вода т.н. хидрофити, се однесуваат слично на евапориметри со одреден дифузионен отпор којшто произлегува од анатомската градба на заштитните ткива и формата на стомите. Меѓутоа кај копнените растителни видови постојат големи разлики во снабденоста на растенијата со вода во текот на вегетацијата. Пример, копнените растенија кои вегетираат во атлантска клима каде стаништата се трајно обезбедени со вода, дневната и годишната динамика на интензитетот на транспирацијата има ток сличен на дефицитот на заситеноста на воздухот со водена пареа и со евапорацијата. Кај растителните видови во тропската влажна еднолична клима, пример Јужен Бразил, Сао Паоло и др., варирањата на транспирацијата помеѓу минимумот во дождовниот период и максимумот во сувиот период не се многу изразени. Меѓутоа, во сувите станишта каде растителните видови се изложени на трајни или привремени сушни периоди со мали резерви на еколошки активна вода во почвата, со цел да одржат одредена хидрична состојба во клетките и ткивата неопходна за својот опстанок мораат да ги ангажират сите свои адаптациони механизми. Тоа се состои во следното: постои можност да го снижат интензитетот на транспирацијата со регулирање на степенот на отвореноста или затвореноста на стомите и формирање на заштитни творби врз епидермисот, намалување на лисната површина, развивање на длабок коренов систем, скратување на вегетациониот период и др. Всушност, растенијата ги искористуваат сите овие можности чие значење во различни услови е различно.

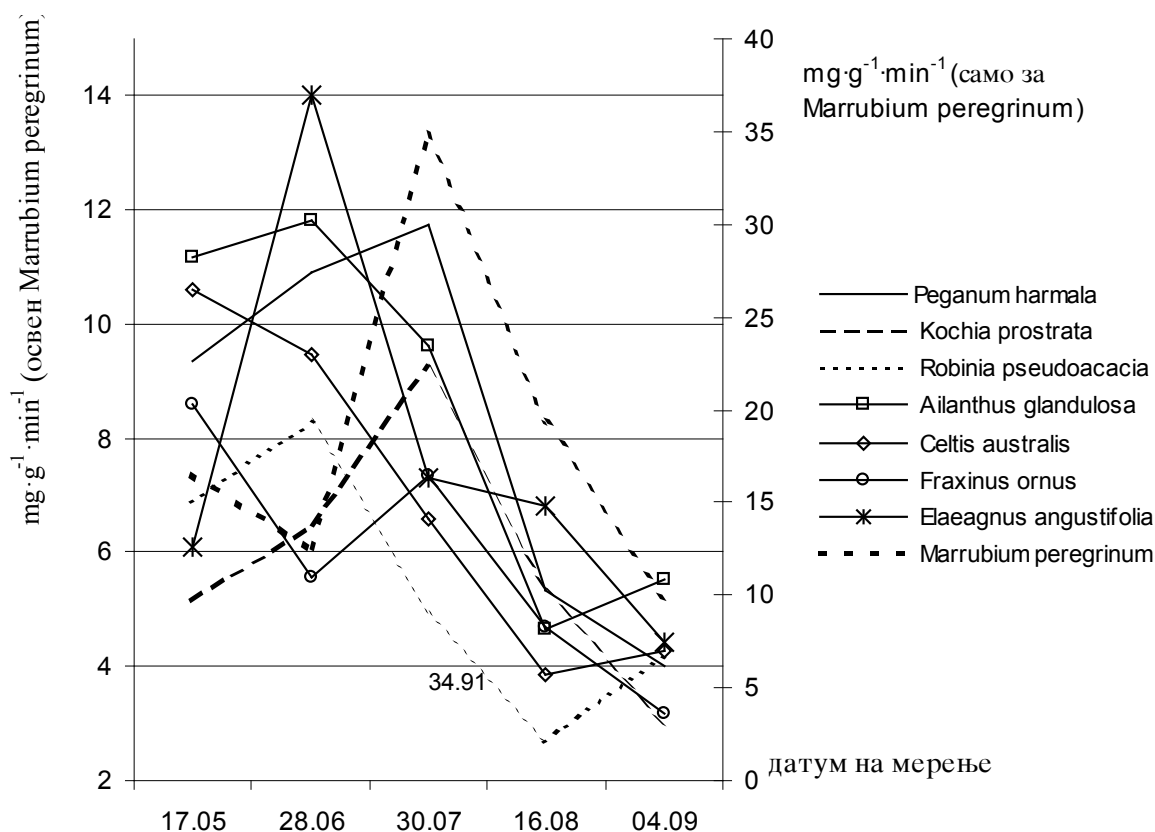
Врз интензитетот на дневната и годишната динамика на транспирацијата, големо влијание имаат промените односно варирањата на надворешните климатски фактори од кои најголемо значење имаат: дефицитот на заситеноста на воздухот со водена пареа којшто се јавува како фактор кој ја ограничува евапорацијата, а со тоа и транспирацијата, состојбата на водата во почвата која ја ограничува примањето на вода со кореновиот систем, брзината и честината на ветерот, висината на температурата и интензитетот на светлината. Какво е влијанието на различните надворешни климатски фактори врз интензитетот на транспирацијата, многу добро го има прикажано во своите истражувања Ахматов (1976). Во експериментални услови кај изолирани листови од *Pistacia vera*, покачувајќи ја температурата на воздухот за 10 °C, добил зголемување на транспирацијата за 50 %, кај листови од растителниот вид *Armeniaca vulgaris* за 38 %. Сnižувајќи ја релативната влажност на воздухот за 50 % при температура од 32-34 °C, кај *Armeniaca vulgaris*, авторот констатирал зголемување на транспирацијата за 348 %, кај *Pistacia vera* за 50 %, а кај *Fraxinus lanceolata* за 180 %. При температура од 32-34 °C, брзина на ветер од 1,1 ms⁻¹, измерил зголемување на транспирацијата за 130 % кај *Pistacia vera* и за 24 % кај *Armeniaca vulgaris*.

Интензитетот на транспирацијата во текот на денот или годината го определува, од друга страна морфолошката структура и физиолошката способност на поодделните растителни видови како фатални ограничавачки фактори кои се генетски условени. Каква е способноста на поодделните видови да ја регулираат својата транспирација, многу добро може да се види од примерот за интензитетот на транспирацијата во текот на денот кај различни видови во зимзелената зона на дабот во Аризона (гранична област помеѓу јужен САД и Мексико). Кај видот *Quercus emoryi*, при крајот на мај месец дневната динамика на транспирацијата покажува едноврвна крива со максимална вредност околу пладневните часови и отприлика ја следи евапорацијата. *Rhus mollis* покажува длабок пад на транспирацијата во пладневните часови, со максимални вредности претпладне но во пладневните часови се опоравува и покажува втор максимум во касните попладневни часови. Длабокиот пад на транспирацијата е активна реакција на овој растителен вид којшто во пладневните и попладневните часови, кога факторите на надворешната средина кои условуваат интензивно губење на вода, со затворањето на стомите си го подобрува водниот биланс и во касните попладневни часови повторно може да ги отвори стомите и да се одвива транспирациониот процес, а истовремено да се апсорбира и CO_2 во фотосинтетскиот процес. Кај трет растителен вид - *Arctostaphylos pungens*, исто така покажува едноврвна крива на дневната динамика но со максимална вредност постигната во претпладневните часови. Меѓутоа овој вид кога е интензитетот на физичките климатски фактори висок ја ограничува транспирацијата со затворањето на стомите меѓутоа тој не може да воспостави во понатамошниот тек на денот нормален воден биланс поради што опоравувањето ќе се изврши во ноќните часови, максималната вредност на транспирацијата ќе се постигне следниот ден во исто време. Дневната динамика кај растителните видови, прикажана на графички приказ може да биде според тоа, едноврвна, двоврвна, па и повеќевервна. Според Евенери и Рихтер повеќевервните криви на дневната динамика на транспирацијата се специфични за пустинската растителност и ксерофитите, меѓутоа, некои други истражувачи констатираа таков тип на годишна динамика и кај видови во Средна Европа.

Во нашата Република беа вршени испитувања на дневната и годишната динамика на транспирацијата кај повеќе растителни видови кои по својот интензитет на транспирацијата доста се разликуваат. Така на пример од испитуваните видови на термоксерофилната заедница *Coccifero-Carpinetum orientalis*, како што се *Phillyrea media*, *Quercus coccifera* и *Carpinus orientalis*, достигнуваат далеку повисоки максимални вредности на транспирацијата кои преминуваат и 0,600 g на грам свежа тежина за еден час, и многу поваријабилна динамика во споредба со *Juniperus oxycedrus* и *Juniperus excelsa*. Констатирано е и тоа дека кај првите два вида висок интензитет на транспирација покажуваат и во најаридниот дел од годината додека кај фојата, смреката и јасенот за време на најтоплиот и најсувиот период од годината, транспирацијата е намалена што укажува на различно реагирање на растителните видови во аридниот период од годината.

На Гази Баба среднодневните вредности на интензитетот на транспирацијата кај *Peganum harmmala* варирале од 0,223 до 0,705 g на грам свежа маса за еден час, а највисоката вредност достигнува до 0,949 g или 15 mg за 1 минута. Кај *Marrubium peregrinum*, највисоката среднодневна вредност на транспирацијата достигнува до 3,700 g на грам свежа маса или 61 mg за 1 минута, а среднодневните вредности во текот на годината варирале во граници од 0,85-2,095 g на грам свежа маса за еден час.

Таков висок интензитет на транспирација наведените видови покажуваат во јужно-алжирска Сахара. И покрај високиот интензитет на транспирација, наведените видови успешно го завршуваат вегетациониот период благодарение на длабокиот коренов систем со која располагаат и може да достигне и повеќе од 5 m длабочина.



Сл. 15 Среднодневни вредности на интензитетот на транспирацијата кај некои растителни видови од локалитетот Гази Баба во Скопје

6.5.3 Терморегулациско значење на транспирацијата

Транспирацијата како физиолошки процес, покрај другото, има и заштитна функција од прегрејување на растителните делови под влијание на висок интензитет на температура и светлина.

Големото значење на транспирацијата во терморегулацијата на растенијата може да се согледа од примерот дека со испарување на само 0,0005 гр. вода на 1 cm² лисна површина за 1 минута потребни се околу 0,3 калории или 1,12 J топлина. Таа мала енергија предизвикува снижување на температурата на листот за 15 °C. Според тоа, транспирацијата се јавува како главен фактор кој врши терморегулација кај растенијата. Тоа пак, има големо влијание на синтетичката активност на листот. Така на пример, според податоците на Ахматов, кај видовите како што се *Pistacia vera* и *Amygdalus communis*, кои се одликуваат со интензивна транспирација низ целиот вегетациски период, покажуваат високо ниво на фотосинтетска активност и во аридниот период од годината. Растителните видови со понизок интензитет на транспирација како што се на пример, *Fraxinus lanceolata* и *Quercus robur*, со зголемување на сушата претрпуваат прегрејување на листовите.

7. ЕКОЛОШКИ ФОРМИ НА РАСТЕНИЈА ВО ОДНОС НА ВОДАТА

Во текот на филогенетскиот развој се формираа посебни еколошки групи на растенија кои со својата морфолошка градба и динамика на развојот се прилагодиле кон условите на влажноста на одредено станиште. Некои растенија ја населија хидросферата, а се адаптираа на живот во водна средина со целото свое тело или само со еден дел. Таквите растенија се означени како *хидрофити*. Други растенија ги населиле најсувите станишта на копното и ги прилагодиле своите органи и целиот свои хабитус на периодичен или траен недостаток на вода. Таа група на растителни видови се означени како *ксерофити*. Многу растенија ги населиле терените со умерена влажност и се означени како *мезофити*, а постојат и ред прелази помеѓу тие екстремни групи како што се на пример, *хигрофитите* кои вегетираат на станишта со прекумерна влажност или пак растителни видови кои се наоѓаат помеѓу ксерофитите и мезофитите, а доминираат ксерофитните карактеристики (ксеромезофити) или мезофилните карактеристики (мезоксерофити).

7.1 Хидрофити

Се делат на *елодоиди*, кои живеат во вода потопени со целото свое тело. Такви растенија се на пример, *Elodea canadensis*, *Potamogeton*, *Vallisneria*, *Ceratophyllum* и др., а втората група се *нимфоиди*, кои еден дел од своето тело го имаат на површината на водата, а другиот дел во водата. Такви видови се: *Nymphaea*, *Nuphar*, *Lemna* и др.

Оваа растителна група со својата морфолошко-анатомска градба е прилагодена да вегетира во водена средина. Така, заштитните ткива на површината на органите се редуцирани, а исто така и спроводните ткива. Епидермисот е без кутикула па на тој начин може слободно да се одвива примањето на гасовите и другите материи од водата. Поради тоа апсорпциската површина на хидрофитите е поголема отколку кај сувоземните растенија, односно тие можат да примаат материи со целото тело од околината во која живеат. Пластидите кај водните растенија се покрупни и поподвижни, а стомите отсутствуваат или се малубројни, а по димензија релативно големи.

Стеблата на типичните хидрофити обично се долги со слабо развиени спроводни снопочиња, кората завзема голем дел, а ксилемот е редуциран на централен интерцелуларен преод којшто е опкружен со флоем. Многу е развиен аеренхимот кој сидржи голем број на празнини (лакуни) или интерцелуларни простори исполнети со гасови.

Кореновиот систем кај хидрофитите е силно редуциран во должина и по својата разгранетост, а кај некои видови во потполност е исчезнат. Сите делови на кореновиот систем се во можност да примаат хранливи материи бидејќи клеточните ѕидови не се суберинизирани, односно кутинизирани.

Во споредба со хидрофитите, кај хигрофитите сепак, постојат некои мали разлики во анатомско-морфолошките својства, но ред карактеристики како што е на пример, силно развиен лакуларен паренхим односно аеренхим скоро во сите органи.

7.2 Мезофити

Мезофитите живеат на станишта кои не се ни премногу влажни ни премногу суви. Претставуваат преодна група помеѓу ксерофитите и хигрофитите, видовите на двете екстремни групи, односно хигрофити и ксерофити, можат да попримат карактер на мезофити ако се најдат во нивна природна животна средина. Исто така и мезофитите

можат да попримат особини на ксерофити и хигрофити ако се адаптираат на нивните еколошки услови.

Мезофитите исто така се одликуваат со специфична морфологија која е одраз на својствата на стаништето. Кај тревестите мезофити, должината на кореновиот систем не ретко ги надминува висините на надземните органи. Корењата располагаат со коренови влакненца, листовите се големи, епидермисот кутинизирани, а бојата на листовите обично е темно зелена што упатува на голема соржина на хлорофил. На листовите се наоѓаат повеќе или помалку стоми и ако се повеќе по димензија се помали. Кај скиофитите стомите се помалубројни а поголеми, а кај хелиофитите побројни и мали.

7.3 Ксерофити

Во групата на ксерофитите припаѓаат растенија кои стекнале способност во својот онтогенетски развој да се спротивставуваат и адаптираат кон сушата на стаништето, обезбедувајќи го на тој начин својот живот на такви станишта, каде што хидрофитите и мезофитите не можат да вегетираат.

Поради специфичниот начин на отпорноста спрема сушата, Грачанин ги дели во ксерофитите три групи:

1. **Еуксерофити:** Тоа се растителни видови кои можат добро да ја поднесат физиолошката суша односно суша на клетката. Во оваа група спаѓаат особено нижите растенија како што се повеќе едноклеточни алги, лишаите, мововите, а и некои цветници како што се: *Ramonda nathaliae*, *R. serbica*, *Carex phizoides*, *Olea eropaea* и др.
2. **Параксерофити:** Тоа е група на растителни видови кои ја поднесуваат еколошката суша односно сушата на атмосферата и педосферата, благодарение на силно развиениот коренов систем кој со својата разгранетост и големина продира во длабоките почвени слоеви. Поради тоа овие растенија се способни да црпат вода од подлабоките почвени слоеви и да осигурат минимални количини вода за надземните органи и за време на најголемата суша. Се одликуваат со висок осмотски потенцијал, со мала вискозност на протоплазмата. Надземните органи немаат секогаш добро изразени ксероморфни карактеристики.
3. **Хемиксерофити:** Тоа се растенија кои добро ја поднесуваат сушата на стаништето, благодарение на водата која ја кумулираат во своите тела за време на влажните периоди, а имаат способност за време на сушата да ја ограничат транспирацијата. Во оваа група припаѓаат типичните сукуленти растенија како што се кактусите, агавите, алоите опунција, неки видови од млечките и др.

Детална физиолошко - еколошка класификација на ксерофитите дал Хенкел (руски истражувач). Тој ксерофитите ги подели на следните групи: *сукулентни*, *еуксерофити*, *хемиксерофити*, *покилоксерофити*, *стипаксерофити* *ефемери*, *ефемероиди* и *псеудоксерофити*.

-Сукулентни ксерофити - Сукулентноста е резултат на делењето на клетките во областа на паренхимот, зголемување на вакуолите и намалување на меѓуклеточните простори. Овие внатрешни промени на клетките и ткивата на сукулентните растенија им даваат можност за време на дождовниот период да акумулираат значајна количина на вода. Сукулентноста може да биде коренска (*Ceiba parvifolia*). стеблена (*Cactus*, *Stepelia*) и лисна (*Agave*, *Aloe*, *Gasteria*, *Mesembryanteum* и др.).

Кактусите се едни од најдобро проучените сукулентни растенија. Нивниот коренов систем е расположен релативно плитко до самата површина на почвата. Тоа својство им дава можност да ја искористуваат водата и од најоскудните дождови. Кактусите и некои други сукулентни видови се карактеризираат по тоа што имаат мал број на стоми и тие денски се затворени, а ноќта ги отвараат, а за одвивање на фотосинтетскиот процес го користат јаглеродниот диоксид кој се јавува како резултат на катаболичките процеси кои не се одвиваат до крај односно се образуваат меѓупродукти, како што се органските киселини.

Благодарение на затвореноста на стомите во текот на денот и намалување на лисната површина како резултат на метаморфозирани листови кои се претвараат во трнчиња, а и силно развиена кутикула, интензитетот на транспирацијата кај сукулентите е многу мал. Осмотскиот притисок на клеточниот сок кај кактусите не е многу голем, но и покрај тоа многу добро поднесуваат високи температури понекогаш и до 60 °C, а за разлика од нив пченицата на 49 °C погинува за време од 10 минути. Издржливоста на кактусите на високи температури веројатно е резултат на високата вискозност на протоплазмата и поголемата содржина врзана вода. Високата вискозност на протоплазмата условува побавен метаболизам каде што дишењето не се одвива до добивање на крајни продукти. Познато е и тоа дека сукулентните растенија не се способни да издржат поголемо обезводнување бидејќи степенот на еластичноста на цитоплазмата кој овие видови е многу мал. Од горе кажаното може да се заклучи дека еволуцијата кај сукулентите минувала кон обезбедување на резервна вода, а не кон адаптација за издржување на голем воден дефицит.

- **Еуксерофити.** Тоа се ксерофити во прав смисол на зборот. Се карактеризираат со бавна транспирација и при најголем интензитет на метеоролошките фактори, се одликуваат со голема отпорност кон високи температури и располагаат со голем осмотски потенцијал. Способни се да поднесат долготрајно венење благодарение на нивната специфична анастомско- морфолошка градба. Тие имаат клетки со мали димензии и голем број на единица површина, голем број стоми со мали димензии, силно развиен слој кутикула, восочни превлаки и разновидни трихоми кои можат да бидат живи или мртви. Во однос на мезофилот, тие имаат силно развиен палисиден слој кој може да биде еднослоен, двослоен или трослоен, а понекогаш го има и на опачината на листот, додека сунѓерестиот слој е слабо развиен. Меѓуклеточните простори односно интерцелуларите се слабо развиени, меѓутоа имаат силно развиен спроводен систем односно нерватура на листот која е многу разгранета. Сите овие карактеристики, а и релативно долгиот коренов систем кој продира подлабоко од 50 cm, овозможуваат толерантност кон еколошката и физиолошката суша.

- **Хемиксерофити.** Оваа група на растенија е истоветна со параксерофитите по класификацијата што ја дава Грачанин, кои понекогаш се означуваат уште и како полуксерофити. Во текот на еволуцијата нивната адаптација се одвивала кон формирање на длабок коренов систем кој продира во длабочина повеќе од 5 m. На тој начин надземните органи се снабдуваат со вода и во најаридните периоди од годината благодарение на длабокиот коренов систем. Тие не можат да издржат големо обезводнување и при недостаток на вода претрпуваат прегрејување на листовите. Поради тоа, оваа растителна група од ксерофитите се одликува со висок интензитет на транспирација и висок осмотски потенцијал со огромни смукателни сили. Докажано е дека растенијата од оваа група имаат мала вискозност и еластичност на цитоплазмата и поради тоа не се во состојба да издржат голем воден дефицит.

Поикилоксерофити. Оваа група на растенија е соодветна со еуксерофитите по класификацијата на Грачанин. Тука се вклучени растенија кои не се способни да го регулираат својот воден режим. Тука припаѓаат како што е и порано кажано некои алги, лишаи, мововите, па и некои цветници. Тие за време на дождовите се наситуваат со вода и покажуваат интензивна метаболитичка активност, а потоа за време на сушата тие се исушуваат до воздушно сува состојба. Сите поикилоксерофити за време на сувиот период преминуваат во анабиоза. Во ова време содржината на водата кај нив паѓа до минимални граници (2-9 %) и не даваат знаци за живот. Уврдено е дека модрозелената алга *Nostoc*, прележувајќи во хербариум 107 години, повторно продолжила да вегетира по ставање во вода. За покилохидрите растенија обезводнување до воздушно сува состојба не се смета како потлошка појава, туку за нив овој процес е нормален.

Ефемери. Во топлите пустини на Средна Азија вегетираат поголем број растителни видови кои во пролетните месеци ја даваат зелената покривка на тие пространства. Ваквата физиономија трае само месец до месец и половина, а потоа пустините прегоруваат. Растителноста за овој краток период го завршува својот развој и развојот образувајќи семе, со тоа што повторно ќе се развиваат во исто време идната пролет. Таквите растенија кои имаат многу краток вегетационски период се наречени како ефемерни растенија. Во оваа група постојат и некои други форми кои се повеќегодишни и се означуваат како.

Ефемероиди. Тие поголемиот дел од својот живот го поминуваат во почвата во состојба на мирување во вид на луковичи.

Стипаксерофити. Во оваа група се уврстени обично теснолистни степски тревести растенија кои се одликуваат со способност за брзо искористување на водата од поројните дождови, а релативно добро го поднесуваат и прегрејувањето.

Псеудоксерофити. Според Генкел оваа група на растенија не е јасно разграничена. Во неа можат да бидат вклучени и мезофитни растенија со широка еколошка амплитуда. Тие претставуваат преод помеѓу мезофитните и ксерофитните растенија

Некои други автори спомнуваат ксерофитни видови кои се способни да издржат ниски температури поради што трпат недостаток на вода. Таквите растенија се означени како *психроксерофити*.

Валтер зборува за **малакофилни ксерофити** и **склерофилни ксерофити**. Првите се ксерофити што имаат тенки и нежни листови, а се отпорни кон суша додека во другата група се ставени ксерофити со кожести и тврди листови како што се зимзелените видови во макиите и псеудомакиите во медитеранските области.

7.4 Влијание на хидротермичките услови на стаништето врз азотниот метаболизам и аминокиселинскиот состав во растителните клетки

Под влијание на високи температури и недостаток на вода во почвата, во клетките и ткивата на растителните видови доаѓа до биохемиско-физиолошки промени. Се одвиваат хидролитички процеси што доведува до дезорганизација на цитоплазмата и промени во размената на материите.

Голем број истражувачи во своите истражувања се занимаваа со прометот на вкупниот, белковинскиот, небелковинскиот азот, како и квалитативни и квантитативни промени на аминокиселинскиот состав во растителните ткива и органи во зависност од

хидротермичките услови на стаништето (Кокин, Мотес, Гусеинов, Алтергот и др.). Многу од нив дојдоа до констатација дека под влијание на високи и ниски температури како и голем воден дефицит се доаѓа до закономерно намалување на вкупната количина на азот, а особено количината на белковинскиот азот. Во истражувањата кои ги вршел Гусеинов (1952) во услови на аридна клима како што е долината Апшерон, со настапот на сувиот период во летните месеци (јуни, јули и август), содржината на вкупниот и белковинскиот азот се намалува со едновременно зголемување на продуктите на нивното распаѓање т.е. аминикиселините. Во истражувањата спроведени од страна на Обрасцов и Никифоров во степската зона на Украина, е констатирано постепено намалување на белковинскиот и небелковинскиот азот во листовите на некои растенија кои беа опфатени во истражувањата почнувајќи од почетокот на вегетацијата во пролетните месеци кон крајот на летото и почетокот на есента со постепено зголемување на аридноста на климата. При тоа во најголема мерка се намалувала содржината на белковинскиот азот, особено во месец август. Кај растителни кај видови кои биле отпорни кон суша, зголемувањето било 4-7 %, а кај слабо отпорни видови 10-17 %. Според Ахматов, максимални вредности на вкупен и белковински азот кај некои растителни видови констатирал во првата половина од вегетациониот период (мај, јуни). При крајот на вегетацијата, со стареењето на лисните ткива, се забележува тенденција на зголемување на небелковинскиот азот како резултат на сушата и доминирањето на хидролитичките процеси. Намалена содржина на вкупен и небелковински азот е поизразена кај растителни видови кои се одликуваат со површински коренов систем како што се: *Amygdalus communis*, *Fraxinus lanceolata*. Во суви предели истата состојба ја констатирал Ахматов кај видот *Pistacia vera* кој спаѓа во ксерофитите и се одликува со длабок коренов систем и тоа со одрежување на главниот вертикален корен, а оставање само на површинските корења.

При недостаток на вода во почвата, многу истражувачи во експериментални услови констатирале акумулација на поголеми количини на аминокиселини, особено слободен пролин.

Од литературните податоци можно е да се констатира дека при дејствувањето на различни негативни фактори на надворешната средина, пример, суша, ниски и високи температури, високи концентрации на почвениот раствор и др., се зголемува содржината на нискомолекуларните метаболити во растителните клетки. Многу од овие нискополимерни соединенија, во зголемени концентрации можат да имаат заштитно дејство на клеточните структури при неповолни услови.

Во услови на големи концентрации на соли во почвениот раствор, акумулирањето на шеќери, органски киселини и други метаболити во клетката, ја намалуваат активната концентрација на јоните со што се намалува токсичноста на солите. Во последно време, на пролиноот му се дава поголемо внимание за одржувањето на осмотска рамнотежа во клетката под дејство на високи концентрации на соли. Количината на оваа аминокиселина во клетките во услови на засоленост, може да се зголеми и за 10 - 20 % на сува растителна маса.

Истражувањата од ред истражувачи покажуваат дека при ниски и високи температури, а исто така и при недостаток на вода во почвата, изразито се зголемува содржината на слободниот пролин. Констатирана е и тесна врска помеѓу акумулирањето на слободниот пролин и отпорноста на растителните ткива при високи температури и недостаток на вода во почвата односно воден дефицит во растителните ткива. Заштитната функција на пролиноот се поврзува со неговата висока хидрофилност и способност да ги стабилизира метаболитичките процеси, а со нивното искористување служи како стимулатор на оксидационите процеси и извор на елементарен азот. Сето тоа може да има суштинско значење како за време на неблагоприятните периоди така и

за успешно протекување на репарационите процеси во случај растението да се најде повторно во средина со оптимални услови. Содржината на пролиноот во оптимални услови на влажност во почвата е многу ниска. При недостаток на влага, изразено се зголемува содржината на пролиноот понекогаш и за 10 пати. Кај пченицата, според податоците на Палфи, кај растенија кои се наводнуваат, содржината на пролиноот покажува релативно ниски вредности. После седум дневен воден дефицит содржината на пролиноот се зголемила за 130 пати, а пак количината на останатите аминокиселини се зголемила само за 2-5 пати.

Нивото на слободниот пролин во растителните ткива, може да служи како показател на водниот дефицит и во случај на таканаречената физиолошка суша кога почвената влажност станува недостапна за растенијата поради високиот осмотски притисок на почвениот раствор (солени почви) или пак поради ниска температура околу кореновата зона во ладни почви. Пролиноот не се јавува само како показател на водниот дефицит туку игра суштинска улога во издржливоста на растенијата кон суша. Експериментално е утврдено кај некои растенија дека ако се третираат со пролин тие многу побавно ќе го губат тургорот при почвена суша во споредба со растенија кои се третирани само со чиста вода.

Акумулирањето на слободниот пролин и изменувањето на содржината на општата количина на аминокиселините при постепено венење на изолирани листови, Палфи го изучувал кај 80 видови растенија кои припаѓале кон 7 фамилии. Од сите тие испитувани растенија, само кај 4 не забележал пролин при присилно венење на листовите за кои растителни видови не е можно да се примени пролиновата проба. Кон овие растенија припаѓаат: пченката, спанакот, марулата и белата лобода.

Во истражувањата вршени од страна на Тјанкова (1982) со отсечени листови (изолирани листови од растението) на тутун, а потоа изложени на постепено сушење. Констатирано е дека во првиот час од сушењето вкупната количина на слободните аминокиселини вклучувајќи го и слободниот пролин, била скоро еднаква со контролните листови. Почнувајќи од 6-от час сушење, експерименталните листови содржеле поголема количина на аминокиселини отколку листовите од тутун кои се земени како контролни. Поединечните аминокиселини по својата содржина во текот на опитот можат да се поделат во три групи:

- во првата група Тјанкова ги вклучува аминокиселините чија содржина во листовите на тутунот после нивното одделување од матичното растение не се променила или пак покажувала многу слаба тенденција на зголемување. Тука спаѓале киселините: глутаминска, аланин, серин, глицин.

- во втората група се вброени: валин, фенилаланин, леуцин и аспарагинска киселина кои аминокиселини имале еднаков профил на акумулација. Разликата во содржината на аминокиселините во споредба со контролните растенија се забележувала после силно обезводнување.

- во третата група се ставени: γ -аминомаслена киселина и пролин. Нивната почетна содржина во листовите на тутунот била незначајна. Меѓутоа во експерименталните листови во споредба со контролните, во првите часови од обезводнувањето осетно се зголемувала. Сушењето на листовите од тутун предизвикало осетно зголемување на пролиноот. За 72 часовно сушење на листовите содржината на пролиноот се зголемила за 33 пати повеќе од почетната и нивната количина претставувала 50 % од вкупната содржина на слободните аминокиселини во листовите на тутунот.

Овие податоци, а и податоците и мислењата на повеќе други истражувачи, покажуваат дека во некои случаи обезводнувањето на листовите на тутунот предизвикува значајно зголемување на γ -аминомаслена киселина, треонин, пролин, како и сахароза, односно соединенија кои се способни во целост да ги заштитуваат

тилакоидните мембрани од смрзнување. Можно е да се допушти дека зголемувањето на овие соединенија, како резултат на обезводнување (сушење), е поврзано со нивната способност да укажат заштитна функција на биомембраните. Меѓутоа механизмите на нивното дејствување се уште остануваат непознати. Интересно е дека пролиновата проба може да се користи само на растителни органи кои содржат хлорофил додека кај органи кои не содржат хлорофил (пример: корења), не може да се користи. Според Тјанкова, снабденоста на растенијата со скроб и шеќери претставува неопходност за акумулирање на слободен пролин при обезводнувањето. Во случај да се обогатат по вештачки пат некои органи со шеќер, тогаш со поголема точност би можело да се утврди дали недостаток на шеќери е причина за отсуство на слободен пролин при сушењето на листовите или пак делуваат некои други фактори. Тогаш би се добил и одговор на прашањето дали самата содржина на хлорофилот ја условува појавата на висока содржина на пролин, на кое становиште стојат некои истражувачи или пак содржината на шеќерите.

8. РЕАКЦИЈА НА ПОЧВАТА (pH) КАКО ЕКОЛОШКИ ФАКТОР И НЕЈЗИНО ВЛИЈАНИЕ ВРЗ РАСТИТЕЛНОСТА

Поодделните растителни видови различно реагираат кон вредностите на реакцијата на подлогата. Дојдено е до заклучок дека некои видови во тој поглед се многу осетливи, па јасно реагираат на промената на реакцијата на хранливиот раствор. На пример: многу растителни видови се развиваат само при одреден степен на киселост. Треба да се прави разлика помеѓу физиолошка и еколошка реакција (pH). Додека под првата се подразбира реакција на живите клетки и ткива, а еколошка реакција е pH вредност на еколошката средина. Еколошката реакција е многу варијабилна за различни станишта, додека физиолошката реакција горе-долу е стабилна и е карактеристична за поодделни растителни видови. На пример кај *Zea mays* варира околу 5,7, а кај *Begonia rex* реакцијата на клеточниот сок варира од 1,4 до 2,0.

Во однос на оптималната еколошка реакција сите растителни видови може да ги поделиме во две групи: *ацидофилни* и *базофилни*.

Ацидофилните понатаму можат да се поделат на :

1. *Многу силно ацидофилни* кои вегетираат на станишта каде подлогата има pH вредност < 2,5. Во оваа група се вклучени некои бактерии, габи, алги кои поднесуваат киселост пониска од 2,5.

2. *Силно ацидофилни* - кои вегетираат на супстрат каде pH вредност варира во граници од 2,5 - 4,0. Тука спаѓаат видовите од родот *Sphagnum* (*Sphagnum rubellum*), чија оптимална pH вредност варира од 2,5 - 3,5.

3. *Средно ацидофилни* - кои вегетираат на pH вредност која варира од 4,0 до 6,0. Во оваа група спаѓаат видовите: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Bruckenthalia spiculifolia*, *Spergula arvensis*, *Nardus stricta*, *Geum montanum*.

Во типични ацидофилни заедници може да ги вброиме, на пример, **Arnico-Nardetum strictae**, **Quercus-Castanetum**, **Luzulo-Fagetum** и др. растителни заедници.

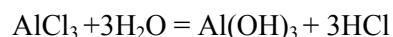
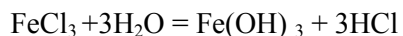
Алкалофилни. За оваа група растенија оптималната реакција е поголема од pH 7,0. Од микроорганизмите, во оваа група спаѓаат: *Bacterium alkaligenes*, *Streptococcus lanceolatus* и др., а од вишите растенија *Camphorosma ovata*, *Caucalis platycarpus*, *Tussilago farfara*, *Sinapis arvensis* и др.

Неутрални. За оваа група растенија оптималната pH реакција лежи од 6,7 до 7,1. Тука може да ги вброиме: *Trifolium pratense*, *Festuca pratensis*, *Medicago sativa*, *Medicago falcata*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata* и др.

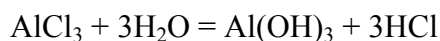
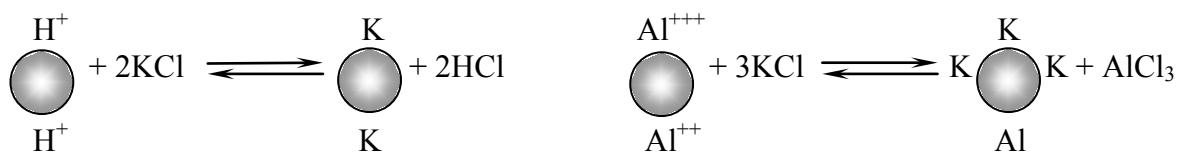
Покрај наведените постојат и растителни видови кои донекаде покажуваат индиферентност кон реакцијата на подлогата, што значи имаат широк дијапазон на варирање во однос на pH вредноста на подлогата, па се развиваат во почви со многу различна киселост. Еколошкото значење на реакцијата на почвата за развојот на растенијата не е апсолутно туку е во врска со влијанието на многу други еколошки фактори. Реакцијата на почвата зависи од концентрацијата на водородните јони односно од односот помеѓу позитивните водородни и негативните хидроксилни јони, а pH вредноста е негативен декаден логаритам на концентрацијата на водородните јони.

Постои *активен* и *потенцијален ацидитет*. *Активниот ацидитет* е резултат на присуството на разни киселини, неоргански (јаглородна, сулфурна, азотна, фосфорна и др.) и органски киселини кои настануваат како меѓупродукти при хумификацијата на органските материи (хумусни киселини), а исто така и со хидролиза на солите

составени од слаби бази и јаки киселини како што се: железен хлорид, железен сулфат и др.

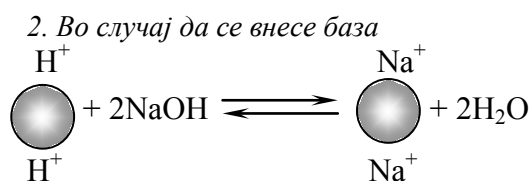
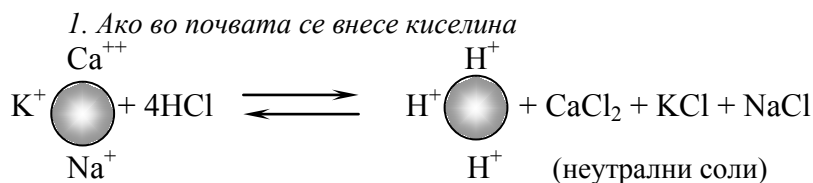


Потенцијалниот ацидитет е условен од апсорбираните катјони на водородот и алуминиумот во атсорпцискиот комплекс. До појава на ваква киселост доаѓа кога почвата реагира со неутрални соли каде што доаѓа до размена на атсорбираните водородни и алуминиумови јони со катјоните од растворените соли во почвениот раствор



Киселоста на почвата е во зависност и од присуството или отсуството на калциум и хумусни киселини во почвата. Бидејќи карбонатите се соли на јаки бази и слаби киселини, тие реагираат како слаби бази, така да во почви кои се богати со карбонати, хумусните киселини се неутрализираат, со што подлогата добива неутрална до базична реакција, а ако подлогата е сиромашна со калциум, доаѓа до концентрирање на хумусните киселини и почвата станува кисела.

Почвата располага со одредена пуферизациона способност во случај да се внесе во почвениот раствор некоја супстанца со кисел или базичен карактер. Во тој случај реагира на следниот начин:



9. КОНЦЕНТРАЦИЈА НА ТЕЧНАТА ФАЗА НА ПОЧВАТА И ВЛИЈАНИЕ НА РАСТИТЕЛНОСТА

Кога станува збор за концентрацијата на течната фаза на почвата, се мисли на вкупната количина на растворливите соединенија, односно слободните молекули и јони во почвата. Тој дел во суштина е најактивниот дел на секоја почва. Нивниот број е огромен во споредба со бројот на грубите и колоидните дисперзни системи. Ако концентрацијата на магнезиумот во течна фаза изнесува 10^{-7} %, тогаш таа незначителна концентрација одговара на илјадници милиони атоми (10^{13}) Mg во секој cm^3 раствор.

Најниска концентрација на течната фаза имаат почвите од перхумидните подрачја кои имаат лесна структурна градба, а најголема концентрација почвите од аридните подрачја. На пример, во овчеполието има почви со соленост и до 1 %. Во плодните биолошки активни почви концентрацијата на течната фаза се одржува горе долу на трајна висина и се движи во граници поволни за живот и активност на копнените растенија. Во минерални почви, анорганските соли го чинат главниот дел на растворливи материи, па Грачанин според процентот на тие соли ги дели почвите во неколку групи и тоа:

Ознака на салинитетот на почвата	% на растворливи соли
хипосалини	< 0,05
олигосалини	0,05 - 0,25
семисалини	0,25 - 0,50
салини	0,50 - 1,0
хиперсалини	> 1,00

Од еколошка гледна точка, значајно е да се знае не само вкупната концентрација на течната фаза, туку и поедините јони. Додека концентрација од 0,01 % на нитратен јон еколошки е многу поволен, дотогаш истата концентрација на јони на Al и Fe е токсична за повеќе копнени растенија. Исто така натриумот во соединение со хлорот како натриум хлорид, растенијата го поднесуваат во многу поголеми концентрации, отколку во соединение како Na_2CO_3 којшто во многу мали концентрации делува токсично. Поради тоа, покрај вкупната концентрација на течната фаза, потребно е да се знае и концентрацијата на поодделните јони.

Растителните видови кои се адаптирани да вегетираат на солени почви се означени како *халофити*. Со свое богатство на халофитни видови, посебно се истакнуваат фамилиите: *Chenopodiaceae*, *Plumbaginaceae*, *Tamaricaceae*, *Amaranthaceae*. На солени типови почви т.н. *солончаци*, кои се истакнуваат со висок степен на засоленост и значајна влажност, се сретнуваат типичните или прави халофити или т.н. *еухалофити*. За типичните халофити е карактеристична сукулентна градба и висока содржина на пепел во однос на вкупната сува маса. Ваквата анатомска структура се означува како *халоморфна*.

Како типично халофитни растенија Шеников ги наведува видовите *Salicornia herbacea* и *Halocnemum strobilaceum* кои се претставници од фамилијата *Chenopodiaceae*. Првиот вид е едногодишно растение на кој листовите со горната површина се сраснати со стеблото, додека вториот вид е грмушка и нема листови. За двата вида е карактеристична сукулентна градба на вегетативните органи и на напречен пресек на стеблото се јасно изразени карактеристиките на типичните халофити. Забележлив е тенок епидермис без некои посебни заштитни творби на површината. Под

епидермисот се наоѓа добро развиено палисадно ткиво. Помеѓу централното спроводно снопче и палисадното ткиво се наоѓа водено ткиво составено од топчести клетки.

Отпорноста на халофитите кон високите концентрации на соли според Шахов се состои во тоа што тие се способни со своите органски соединенија во клетките да ги врзуваат јоните на натриумот со што се заштитуваат од токсичното делување на слободните јони на натриумот. Реакцијата на клеточниот сок кај халофитите останува неутрална и покрај изразито алкалната реакција на подлогата.

Релативно големата количина на пепел која останува после согорувањето, е исто така карактеристика на халофитите. На пример, *Salicornia herbacea* која во жива состојба содржи 92 % вода, по согорувањето на сувата материја, пепелот изнесува 45 %. Во клеточниот сок на халофитните растенија главно се наоѓаат хлориди и сулфати во растворена форма. Карактеристично за халофитите е што солите на сулфатите и хлоридите ги акумулираат во своите органи. Некои од овие растенија, особено тие кои се развиваат масовно во големи популации, може да послужат како извор на суровина за добивање на сода како што се на пример видовите *Salsola soda*, *Salsola kali* и др. Интересно е тоа што за секој халофитен вид е карактеристичен специфичен однос на концентрацијата на хлоридите и сулфатите. Тој однос се задржува без оглед на концентрацијата на овие или оние соли во почвата, кои можат да бидат сосема други од тие кои се наоѓаат во ткивата на халофитите.

Солите на натриумот се отровни за повеќето растенија, меѓутоа за халофитите воопшто не се опасни. Напротив, утврдено е дека халофитите подобро се развиваат на солена подлога одошто на подлога без натриумови соли. На посувите солени почви се населени такви халофити, чија халоморфност е комбинирана со многу изразена ксероморфност и кај нив хлоридите и сулфатите се застапени со помали количини, а повеќе содржат јаглехидрати кои покрај солите, учествуваат во зголемувањето на осмотските вредности на клеточниот сок. Видовите кои ги населуваат солонеците, по својата анатомско-морфолошка структура се ксероморфни во поглед на својот воден режим, а покрај тоа се прилагодени да вегетираат и на засолени почвени хоризонти, што значи се поотпорни кон солите одошто самите ксерофити. Според тоа, таквите растителни видови можат да се означат како *халоксерофити* (според Шењиков), или како *гликохалофити* (според Шахов).

На влажните солончаци и солонци во кои концентрацијата на солите е послаба, вегетираат халофити кои се приближуваат до мезофитите. Таквите растителни видови може да се означат како *халомезофити*, кои по надворешната морфологија и градба се слични на ливадските мезофити со кои често се сретнуваат заедно на исти станишта. Видови од оваа група се: *Juncus gerardi*, *Plantago maritima*, *Plantago cornuti*, *Plantago maxima*, *Atropis sp.* и др.

Различните видови од халофитите, ако се развиваат во поголеми популации, може да бидат одлични индикатори за степенот на засоленоста на почвите. На пример, во Средна Азија според Шењиков, најголемиот салинитет го покажуваат: *Salicornia herbacea (europea)*, *Salsola crassa*, *Salsola lanata* и др. Во почви од станишта каде што вегетираат наведените видови, измерено е околу 0,3-0,4 % хлориди и 0,8-1,0 % сулфати. Во почви кои се за нешто помалку солени доаѓаат видовите: *Suaeda heterophylla*, *Petrosimonia brachiata* и др. каде количината на хлоридите се движи во граници 0,2-0,3 %, а на сулфатите 0,6-0,8 %. Во средно засолени почви каде хлоридите се движат 0,1-0,2 %, а сулфатите 0,4-0,6 %, вегетираат: *Artemisia maritima*, *Suaeda paradoxa* и др.

На слабо засолените почви, масовно се развиваат: *Centaurea picris*, *Lepidium latifolium*, *Atriplex tataricum*, а на уште послаба концентрација на соли каде што хлоридите ги има во граници 0,01-0,04 %, а сулфатите од 0,15-0,3 %, како индикатори се јавуваат: *Cynodon dactylon*, *Poa bulbosa*, *Carex stenophylla* и др.

Што се однесува до дрвјата и грмушките, може да се каже дека поголемиот број се слабо прилагодени на засолена подлога со хлориди и сулфати, така да поголема концентрација од 0,05 % не можат да поднесат. Но сепак, постојат исклучоци. Некои дрвенести видови се прилагодени да вегетираат во помала или поголема мера на солена подлога. На пример, *Quercus robur* поднесува умерена засоленост, додека видовите како што се: *Tamarix* sp., *Robinia pseudoacacia*, *Gleditshia triacanthos*, *Ulmus campestris* и др., поднесуваат поголема засоленост на подлогата.

10. Штетни еколошки фактори за растенијата

10.1 Штетно делување на прекумерна влажност

Врз растителниот свет штетно влијание укажува не само недостаток на вода туку и прекумерна влажност на почвата. Кога станува збор за прекумерна влажност, се мисли на влажност која е предизвикана со стагнирање на водата која потекнува од обилните води или од поплавите. Ваквиот вид на вода го истиснува кислородот од почвените пори за подолго или пократко време, со што ги оневозможува оксидативните процеси, а особено дишењето на подземните органи на растенијата и а особено животот на аеробните микроорганизми.

Утврдено е дека водата која стагнира за време на поплавите може да ги уништи земјоделските култури за 7-12 дена со истиснувањето на кислородот и форсирање на создавање на интермедиерни продукти како резултат на дишењето кои материи се токсични за растенијата и подземните органи на растенијата гнијат. На вакви станишта се појавува ацидофилна вегетација од растителни видови што имаат добро развиено аеренхимско ткиво.

10.2 Штетно делување на водата во ерозијата на почвата

Водата може да има штетно влијание врз вегетацијата кога се јавува како *ерозивна вода*. Се смета дека на површината на земјата трајно се наоѓа во движење околу 16000 km³ површинска вода. Ерозивната работа на водата лесно може да се согледа по заматеноста на водотеците за време на силните дождови кои носат повеќе или помалку ерозивна почва во зависност од интензитетот на ерозијата.

Нема сомневање во тоа дека човекот со сечењето и уништувањето на вегетацискиот покрив најмногу придонесува за интензивното еродирање на почвата. Ерозијата претставува една од најкрупните еколошки проблеми во сите краеве каде што човекот неодговорно ја помага ерозивната работа на водата. Во САД од ерозијата за кратко време е уништено или тешко оштетено околу 426 милиони хектари површина која порано се наоѓала под ливади и шуми. Во САД секоја година со ерозијата се однесуваат од земјиштето околу 92 милиони тони најважни елементи од минералната исхрана на растенијата како што се: фосфор, калиум, калциум, магнезиум. Во Кина Жолтата Река секоја година носи со себе од ерозивните подрачја голема количина на плодна почва во форма на тиња. Годишно во морето однесува околу 1450 милиони m³ тиња, што претставува почва за околу 145000 ha површина до 1 m длабочина.

Уништувањето на површинскиот слој на почвата со ерозијата може да се одигра многу брзо, меѓутоа за да се обнови површинскиот слој на почвата само за 2,5 cm дебелина, според некои пресметувања е потребно 300-1000 години и тоа под услов да постои добар вегетациски покрив.

10.3 Еколошко значење на градот, мразот и снегот

Водата има неповолно влијание ако се јави во форма на град или мраз, а во облик на снег влијанието може да биде неповолно но и поволно.

Мразот може да предизвика огромни штети, особено на шумските дрвја каде за време на јаките зими на стеблата и гранките се создава ледена кора која поради тежината предизвикува кршење на дрвјата особено гранките. Шењиков наведува пример за дваесет годишен даб што бил тежок 61 kg, на својата површина носел леден

костур тежок 155 kg. Мразот може да има штетно влијание и на полските култури, особено на есенските култури кога на површината на почвата се формира поледица која го спречува продирањето на кислородот во почвата, поради што се задушуваат поседите. Во нашите краеве големи штети на полските култури, овоштарниците, лозјата и др., нанесува градот, кој понекогаш остава зад себе пустош, а вегетацијата долго време не може да се опорави.

Снегот, покрај поволното делување како изолатор, од ниските температури, може да има и штетно влијание врз вегетацијата особено во зимските месеци кога паѓаат големи количини. Често пати во толкава мерка ги оптеретуваат крошните на дрвјата што тие може да се искршат, а на брдските планински краеве снегот го спречува правилното формирање на стеблото поради долгото лежење на снегот.

10.4 Еколошко значење на ветерот

Ветерот како еколошки фактор може да има штетно влијание врз растителните организми бидејќи предизвикува нивно сушење како резултат на зголемувањето на интензитетот на транспирацијата, а и механички може да предизвика кршење и откорнување на дрвјата особено ако станува збор за ветрови со големи механички сили како што се торнадата, кои повремени се јавуваат во Америка и Јапонија. Механичкото делување на ветерот се зголемува со зголемување на висината над површината на почвата, поради што повеќе се загрозуваат фанерофитните видови отколку видовите кои имаат низок раст.

Како видови кои се отпорни на механички притисок кон ветерот се сметаат: *Olea europaea*, *Abies alba*, *Pinus mugo*, *Picea abies*, додека помалку отпорни се обичниот бел бор и аришот (*Pinus silvestris*, *Larix decidua*).

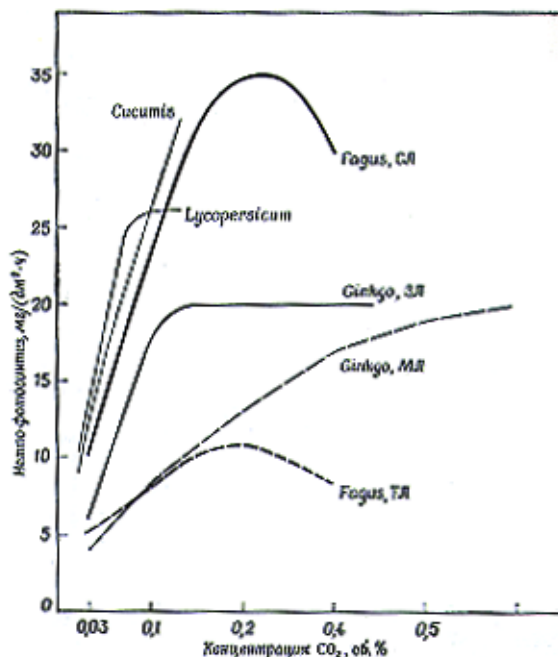
Ветерот има влијание и врз интензитетот на транспирацијата. Сув ветер со брзина од $8 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$, ја зголемува транспирацијата за 20 % во споредба со транспирацијата во атмосфера која мирува. Ветер со брзина од $16 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$ ја зголемува транспирацијата за 35 %, а со $24 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$ за 50 %.

Ветерот може да предизвика големи штети со ерозија на површинскиот растресит и плоден слој на педосферата. Пример, во САД, со преорувањето на тамошната црница, лишена од својот природен вегетациски покрив и изложена на разорното дејство на ветерот, штетите кои настанаа во некои делови поради уништување на природната вегетација на прериите и шумите, биле катастрофални. Ветерот ја еродирал прашкастата плодна почва од површина поголема од површината на денешна Франција.

10.5 Јаглероден диоксид (CO_2) како екофизиолошки фактор

Јаглеродниот диоксид не се вбројува во загадувачките материи. Тој е постојан, па дури и неопходен составен дел на воздухот којшто има големо значење за автотрофните организми. Во нормални услови во животната средина не постигнува концентрација што би била штетна за живите организми. Во природни услови неговата концентрација се одржува прилично константно благодарение на балансирачките односи помеѓу процесот на дишењето на аеробните организми и фотосинтетската активност. Во рамките на постојаното кружење, исто толкава количина на CO_2 се врзува, колку што се и ослободува во атмосферата. Меѓутоа, во современото индустриско производство коешто се базира на користење на се поголеми количини на фосилни горива како енергенти, се ослободуваат многу поголеми количини на CO_2 , што води кон негово прогресивно акумулирање во атмосферата.

Во составот на атмосферскиот воздух учествува со 0,03 %, а во поголеми концентрации кои би биле штетни и опасни, може да се појави во процесите на ферментацијата (пиварници, силоси за жито, производство на сув мраз). Поради тоа што е потежок од воздухот (релативна густина 1,52) се собира во подрумите, винарските визби, рудниците, бунарите итн. Концентрација на CO_2 од 10 % за човекот е неподнослива и предизвикува несвестица, а може да настапи и смрт. Во тој случај делува како наркотик (опијува), бидејќи го зазема местото на кислородот во крвта на човекот. Без оглед на тоа дека овој гас не претставува загадувач во класичен смисол на зборот, според сегашниот *Закон за заштита на воздухот од загадување*, максимално дозволена концентрација (МДК) иснесува 9000 mg на кубен метар воздух односно 5000 ppm.



Сл. 16 Продуктивност на нето фотосинтезата при повишено снабдување на растението со CO_2 . Сите мерења се изведени при оптимална температура; со буката и гинко при светлосно заситување; со листови на краставици и патлиџани при осветленост од околу 10 Kcal. ЗЛ - листови на светло, ТЛ - листови на темно, МЛ - млади, ЗЛ - зрели (по Gaastra, 1959; Koch, 1969; Пономарева, 1960)

на CO_2 , кај житни растенија интензитетот на фотосинтезата се зголемува за 2 пати, кај доматиите, овоштарниците и тутунот за 4 пати. Во природата, каде содржината на CO_2 варира од 0,03 до 0,04 %, растенијата во најдобри случаи можат да апсорбираат 80 mg CO_2 на 1 dm² лисна површина за 1 час.

Интензитетот на фотосинтезата при одредена физиолошка состојба на растението, односно фазен развиток и активност, при природна содржина на CO_2 во воздухот и при оптимални вредности на поважните надворешни еколошки фактори, се означува како *фотосинтетска способност* на дадениот растителен вид. Во природата надворешните фактори многу ретко и за кратко време можат да бидат хармонично усогласени за да фотосинтетската способност ја достигне својата максимална големина. Просечно земено највисок дневен интензитет на апсорпција на CO_2 изнесува 70 - 80 % од фотосинтетската способност односно 56 - 64 mg на 1 dm² лисна површина за 1 час.

Што се однесува до асимилацијата на CO_2 од страна на растенијата во фотосинтетскиот процес, при оптимални услови т.е. оптимални светлосни, температурни и водни услови како и зголемена содржина на јаглероден диоксид во атмосферата во граници од 0,03 - 1,0 %, растителните организми се способни да апсорбират 150 mg CO_2 на 1 dm² лисна површина за 1 час. Во тој случај се постигнува потенцијалната способност на фотосинтезата за дотичниот растителен вид. Меѓутоа поодделните растителни видови максимален интензитет на фотосинтеза постигнуваат при различна концентрација на CO_2 (Сл. 16).

При концентрација на CO_2 која е 10 пати поголема од нормалната концентрација во атмосферскиот воздух, интензитетот на фотосинтезата може повторно да се намали. Зголемувањето на продуктивноста на фотосинтезата со обогатување на воздухот со CO_2 (додавање на јагленова киселина) во практиката често пати се користи. При концентрација од 0,1 %

Повисока концентрација на CO_2 особено во педосферата, може да предизвика штетно влијание врз растителните и животинските организми кои живеат во неа. Штетно влијание е констатирано кај младите никулци (ркулци) и семиња кои се будат од латентниот живот. Концентрација на CO_2 во почвата од 2% волумни, при 3°C , депресивно делува на 'ртењето на семето кај зелката (*Brassica alba*), а 2-4 % предизвикува депресија во растот на коренот на гравот (*Phaseolus vulgaris*). Меѓутоа, концентрација од 33 % не го спречува 'ртењето на грашокот (*Pisum sativum*), што значи дека различните растителни видови не се еднакво чувствителни на релативно високи концентрации на CO_2 (Грачанин и Иљаниќ, 1977).

10.6 Јаглерод монооксид (CO)

Јаглерод монооксидот е најраспространет отровен гас кој се создава во процесите на непотполното согорување на горивата со оксидација на елементарниот јаглерод или неговите соединенија. Тој е главен полутант кој во атмосферата доаѓа како резултат на користењето на фосилните горива, а претставува и главен составен дел во емисијата на автомобилските издувни гасови. Се проценува дека годишно, во светски размери се ослободуваат околу 20 милиони тони од транспортот и во вкупното загадување на воздухот со CO , јаглерод монооксид со антропогено потекло учествува со $\frac{2}{3}$.

Јаглерод монооксидот е гас без боја и мирис и е полесен од воздухот со релативна густина од 0,967. Има способност да се врзува со хемоглобинот којшто е составен дел на крвното ткиво, создавајќи многу постојано соединение т.н. карбоксихемоглобин со истиснувањето на кислородот од хемоглобинот (оксихемоглобин). Афинитетот на хемоглобинот кон врзување со CO е за 200 пати поголем отколку кон кислородот, поради што мали количини на CO , можат да имаат компетициско дејство со нормалните концентрации на кислородот во воздухот. Концентрација на CO од 0,06%, се појавуваат кај човекот знаци на труење после еден час, а при 0,4% смрт се предизвикува за време од половина час.

Максимално дозволена концентрација (МДК) за CO во работни простории за 8 часовно работно време изнесува $58 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух, додека граничната концентрација на отворено во населбите за подолг временски период е $1,0 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух.

Јаглеродниот монооксид штетни ефекти може да предизвика и кај растителните организми, ако тие се експонирани на повисоки концентрации ($125 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух). Потврдено е дека CO ја блокира бактеријалната фиксација на азотот во коренот на детелината (*Trifolium pratense*), предизвикува предвремено стареење и опаѓање на листовите. Го нарушува метаболизмот, јавувајќи се најчесто како инхибитор на клеточното дишење, а тоа е веројатно последица на делувањето врз цитохром оксидазата. Токсичниот ефект на CO кај растенијата се засилува во присуство на сулфур водород и азотни оксиди.

10.7 Сулфур диоксид (SO_2)

Сулфурните соединенија коишто во гасна агрегатна состојба се присутни во атмосферскиот воздух имаат природно и антропогено потекло. Како резултат на биолошкото анаеробно разградување на органските материи, се ослободуваат големи количини на сулфурни соединенија особено сулфур водород. Ослободувањето на сулфурните гасови по биолошки пат ја надминуваат количината од 30-40 милиони тони годишно, што претставува $\frac{1}{3}$ од вкупно издвоениот сулфур на Земјата. Големите количини на сулфурни соединенија во атмосферата се издвојуваат и како резултат на вулканските ерупции (SO_2 , H_2S , SO). На овој начин, просечно земено, во атмосферата се исфрлаат годишно околу 2 милиони тони соединенија кои содржат сулфур. За

тропосферата оваа количина е незначителна во споредба со биолошкото издвојување. Големи количини на сулфур се издвојуваат со испарувањето на водата од површината на морињата и океаните заедно со честичките на морската сол (50-200 милиони тони сулфур) но поради големината на честичките на солите, тие многу брзо паѓаат и само незначителна количина се искачува во повисоките слоеви на атмосферата или пак се расејува на копното, но од сулфурот кој потекнува од морињата и океаните, не може да се формира киселина.

Како резултат на активноста на човекот, во атмосферата пристигнува значителна количина од соединенијата на сулфурот во форма на SO_2 . Од вкупната количина која се исфрла во атмосферата, 70 % потекнува од согорувањето на јагленот за добивање на топлотна и електрична енергија. Од активноста на човекот во атмосферата во светски размери, годишно се исфрлаат околу 60-70 милиони тони сулфур во форма на сулфур диоксид. Од сето тоа може да се заклучи дека човекот атмосферата ја загадува со сулфурни соединенија два пати повеќе отколку изворите од природно потекло. Од друга страна тие се концентрираат во реоните со развиена индустрија и тоа главно во Европа и Северна Америка каде што антропогените полукции за неколку пати ги надминуваат природните.

SO_2 во врска со загадувањето на атмосферскиот воздух се зема како репрезент од сулфурните соединенија и по својата важност се става на прво место заедно со цврстите честички што го прикажуваат степенот на загаденоста на воздухот. При нормален атмосферски притисок, SO_2 е безбоен гас со остар мирис и лесно растворлив во вода, со релативна густина од 2,279 во однос на воздухот. Во атмосферата обично се наоѓа во гасна агрегатна состојба, а во контакт со атмосферската влага лесно формира сулфуреста и сулфурна киселина.

Како гасен полутант исполнува штетно влијание врз живите организми особено кога се формира во поголеми концентрации. Во практиката со посебни уредби се воведуваат т.н. максимално дозволени концентрации за работни простории за осум часовно работно време што по *југословенскиот стандард* (ЈУС) изнесува $10 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух, додека надвор, во животната средина, поединечната МДК за краток временски период е $0,500 \text{ mg}$, а за подолго време (24 часовна концентрација) е $0,150 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух.

SO_2 исполнува штетно влијание врз растителните организми. Уште во 1898 година, Вислиценус дошол до заклучок дека SO_2 претставува специфичен асимилациски ретардант, односно предизвикува нарушување на фотосинтетскиот процес во присуство на светлина и кога стомите на растенијата се во отворена состојба. Тој веројатно условува реверзибилни до иреверзибилни оштетувања како резултат на промената на метаболизмот на CO_2 , односно настапува фотосинтетска "депресија" или релативно снижување на интензитетот на фотосинтезата.

Потврдено е дека под влијание на големо гасно оптоварување со присуство на сулфур диоксид, во белковинскиот состав во листовите на поголем број земјоделски култури, па и иглички од голосемени растенија, немало видливо влијание врз составот на аминокиселините се додека не дошло до некротична состојба.

Мерењата вршени во експериментални и природни услови на површини кои биле оптеретени со SO_2 , како кај шумски, така и кај земјоделски култури, во зависност од климатските карактеристики на одделните станишта, укажуваат на периодични транспирациони нарушувања (зголемување на интензитетот на транспирацијата-летално зголемување на одавањето на водата; паѓање на интензитетот на транспирацијата по постигнување на одредено оштетување). Наведените појави кои се познати во литературата, без исклучок настануваат во периодот на акутни оштетувања. Кај некои видови растенија, зголемувањето на интензитетот на транспирацијата е

резултат на силното дејство на штетните гасови кои стомите ги доведуваат во отворена неподвижна состојба.

Сулфидните и сулфатните јони според William (1981), се способни да нарушат цел ред биохемиски процеси во растителните клетки. Тие, стапувајќи во врска со кетони и алдехиди образуваат алфа-хидроксисулфонати, а стапуваат во реакција и со пиримидинските состојки на нуклеинската и рибонуклеинската киселина. Може да се вмеша во функцијата на разни ензиматски системи предизвикувајќи нивна активација (пероксидаза, глукозидаза, амилаза, полифенолоксидаза), реагира со дисулфидните врски, менувајќи ја структурата или образува инхибиторни соединенија.

Првите симптоми на акутни оштетувања под влијание на SO₂ кај скриено-семените растенија (Angiospermae), се појава на периферни некрози на листовите или некрози во просторите меѓу лисните жили. Некрозите се јавуваат во вид на петна со темнозелена или матна непросирна боја, кои изгледаат како да се натопени со вода (водени флеку). Некротичните флеку постепено се сушат, избледуваат, добивајќи боја на слонова коска. Некротичните полиња обично настануваат околу стомите бидејќи навлегувањето на сулфурниот диоксид во внатрешноста на ткивото се врши низ нивните отвори. Тој се раствора по влажните сидови на мезофилните клетки, преминува во сулфуреста, а подоцна и во сулфурна киселина кои го разоруваат мезофилот. Деловите на листот околу нерватурата каде бројот на стомите е помал, многу ретко подлегуваат на некрози.

Листовите најмногу се чувствителни во почетокот на нивното формирање, додека старите оформени листови се поотпорни (William, 1981). Меѓутоа, поголеми концентрации и подолготрајно дејство на сулфурен диоксид, може да предизвика и предвремено опаѓање на листовите. Оштетувањата на цветовите и плодовите се помалку забележливи, но ако некрозата ги зафати сите листови, тогаш е можно да дојде до сушење на целото растение.

Кај голосемените растенија (Gymnospermae), симптомите при акутното повредување од сулфур диоксид, се појава на некрози со црвенкасто-кафеава боја во почетокот на врвовите и рабовите на игличките, а подоцна целосно сушење и опаѓање.

Меѓу одделните растителни видови, постојат разлики во степенот на отпорноста кон разните гасни полутации, иако за апсолутна резистентност не може да станува збор. Голем број истражувачи, врз основа на многубројните експериментални истражувања се обидоа да формираат таканаречени резистенциони редови, почнувајќи од многу отпорни, па се до типично чувствителни растителни видови. Меѓутоа, потврдено е дека степенот на резистентноста на еден вид или на различни видови, не зависи само од гасниот полутант, туку и од бројни надворешни (климатски) фактори како што се: температурата, интензитетот на светлината, релативната влажност на воздухот, екстремните надворешни фактори кои влијаат на степенот на отвореноста на стомите, како и од генетските својства на видовите што исто така имаат значајно влијание врз отпорноста на растенијата. За натамошно вегетирање на едно растение, не одлучува само степенот на оштетувањето, односно резистенцијата на органите за фотосинтезата или нивната регенеративна способност, туку и заедничкото дејство со факторите на одредено подрачје како што се на пример: мразот, снегот, сушата и друго. Различните растителни видови симптоми на повредување покажуваат при различни концентрации на SO₂ и истите видови во различни подрачја со различни орографски и климатски карактеристики на исти концентрации на овој полутант различно реагираат. Според тоа резистенциони редови според чувствителноста на растителните видови кон SO₂, па и другите полутанти кои ќе бидат валидни за сите предели на земјата, не е можно да се направат, ниту пак праговата концентрација за појава на видливите симптоми на повредување на поодделните видови се исти кој видовите кои вегетираат во предели со различни климатски услови, Според William, 1981, средна концентрација на SO₂ во

воздухот од $0,65 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ за време од неколку часови делување може да предизвика сериозни повреди само кај некои видови. Едвај забележителни симптоми на повредување на листовите како што се хлороза, сребренеста боја и други карактеристични обезбојувања, кај дрвјата од шумските екосистеми може да се појават и под влијание на воздух со средни концентрации на сулфур диоксид кои се движат во граници од $0,021\text{--}0,044 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух.

Рангирањето на дрвенестите растенија може да се врши, не само по степенот на отпорноста кон сулфурниот диоксид, туку и кон регенеративната способност. Понекогаш некои видови може да бидат релативно отпорни или средно отпорни, но да имаат мала регенерациска способност.

Ранфт и Даслер (1997) припремиле ранг листа за степенот на отпорноста на дрвенестите растенија опфаќајќи видови од скриеносемените и од голосемените растенија. Ние ќе ги наведеме само многу чувствителните, чувствителни и релативно отпорни.

Многу чувствителни	чувствителни	релативно отпорни
<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Salix pentandra</i>	<i>Ptelea trifoliata</i>
<i>Larix decidua</i>	<i>Berberis vulgaris</i>	<i>Buxus sempervirens</i>
<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Rubus idaeus</i>	<i>Ligustrum vulgare</i>
<i>Picea abies</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Sophora japonica</i>

Во овоштарството и градинарството, поради многубројноста и разновидноста на видовите (сорти вариетети и др.) оштетувањата кои потекнуваат од атмосферско загадување се разликуваат прилично. Кај нив повредите не мора да се јавуваат како видливи оштетувања во вид на некрози, туку тие се одразуваат во снижувањето на приносот и неговиот квалитет поради предизвикување на физиолошки нарушувања. Од овошните дрвја според имисијата на SO_2 доста се осетливи листовите на бројни сорти од јаболката и рибизлите, а во помала мерка листовите од крушите.

10.8 Азотни оксиди (NO_x)

Соединенијата на азотот кои во атмосферскиот воздух се наоѓаат во гасна агрегатна состојба (азотни оксиди), претставуваат значајна компонента која предизвикува загадување на воздухот веднаш после сулфур диоксидот, пред сè во големите урбанизирани центри. Азотните оксиди во атмосферскиот воздух може да потекнуваат од природни извори или да имаат антропогено потекло.

Природното издвојување на азотни оксиди може да биде како резултат на почвената емисија како последица на микробиолошката активност, особено на денитрификациските бактерии (*Bacterium denitrificans*, *Bacterium denitrofluorescens*) кои од нитратите ослободуваат оксиди на азотот или елементарен азот. Според најновите податоци, во светски размери, на овој начин се образуваат околу 8 милиони тони азотни оксиди годишно пресметано врз основа на вкупниот азот.

Како резултат на електрохемиските реакции (електрични празнења) во атмосферата, молекуларниот азот со кислородот стапуваат во реакција формирајќи оксиди на азот. Вкупната количина на азотни оксиди кои се создаваат на овој начин, се проценува исто така на 8 милиони тони годишно.

Азотни оксиди се ослободуваат и со согорувањето на биомасата (делумно антропогено) како резултат на природни фактори или пак необмислено од страна на човекот. Најголема количина на биомаса се согорува со палење на шумски површини (со цел да се добие обработлива почва за одгледување на земјоделски култури) како и пожарите кои настануваат во саваните и медитеранските шуми. При горењето на

биомасата во атмосферскиот воздух се исфрлаат околу 12 милиони тони оксиди на азот годишно (пресметано на елементарен азот), а од други извори од природно потекло кои не се толку значајни, се ослободуваат уште околу 2-12 милиони тони.

Од антропогено потекло, во процесите на согорувањето на енергетските фосилни горива, годишно во атмосферата се исфрла околу 12 милиони тони азотни оксиди. Не помалку од 8 милиони тони годишно исфрлаат моторите со внатрешно согорување. Азотните оксиди можат да настанат како споредни производи во производството на азотна и сулфурна киселина, при нитрирањето на органските соединенија, производство на синтетички влакна во производството на вештачките азотни ѓубрива, бои, лакови, експлозивни и др. Индустијата која во воздухот емитува речиси милион тони азотни оксиди годишно, сама за себе не претставува сериозен извор во емисијата на азотните оксиди во споредба со топлофикацијата и транспортот. Општо земено, 37 % од вкупно 50 милиони тони азотни оксиди кои се образуваат годишно, се од антропогено потекло. Веројатно, природните и антропогените извори подеднакво учествуваат во имисијата на азотните оксиди, само што последните се концентрирани на ограничени територии на Земјата. Во Европа, од согорувањето на горивата, транспортот и индустијата, во атмосферата годишно се исфрлаат околу 6 000 000 тони азотни оксиди, што претставува 30 % од вкупната емисија од антропогено потекло во светот (Хорват, 1990).

Иако во природата постои рамнотежа меѓу продукцијата и трансформацијата на азотните оксиди во други соединенија, со зголемувањето на потрошувачката на фосилните горива и зголемениот автотранспорт, природната концентрација (која за азотниот диоксид изнесува $0,001-0,008 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух) е битно нарушена. Во светски размери, емисијата на NO_2 во 1990 година, во споредба со 1965 година е поголема за 120,4 %.

NO_2 е гас без мирис, со густина од 1,44, потешко се раствора во вода во споредба со сулфур диоксид, поради што и неговото отровно дејство кај човекот доаѓа во израз после одреден временски период од моментот на вдишувањето и тоа во длабочината на белите дробови. Концентрација на азотен диоксид од $410 - 1400 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух, за кратко време предизвикува смрт кај човекот.

Максимална дозволена концентрација (МДК) на азотните оксиди во работни простории, за 8 часовно работно време е $9 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух, а за населените предели $0,085 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ како среднодневна (24 часовна концентрација).

10.9 Влијание на азот диоксидот (NO_2) врз растенијата

Во литературата многу поретко се сретнуваат податоци кои се во врска со оштетувањата на растенијата под влијание на азот моноксид во природни услови, додека оштетувања под дејство на азот диоксид се забележени кај растенија кои вегетираат во близина на големите индустриски објекти во чии производствени процеси се ослободуваат азотни соединенија. Слично на SO_2 и под дејство на NO_2 е можно да се предизвикаат хронични физиолошко-биохемиски нарушувања како и акутни (видливи) оштетувања.

Со самото продирање низ стомите на растенијата во внатрешноста на растителните ткива, азот диоксидот, како релативно лесно растворлив во вода, стапува во реакција со влажната површина на мезофилните клетки каде што формира азотеста, па азотна киселина. Во биохемиски поглед, како резултат на дејството на азотниот диоксид на аминокиселините и структурата на нуклеинските киселини, се предизвикуваат реакции на дезаминација. Киселините стапуваат во взаемна реакција со незаситените соединенија предизвикувајќи изомеризација и образување на слободни радикали. Вишокот на нитрати, можно е да стапи во реакција со амините образувајќи

нитрозоамини. На физиолошко ниво се изменува реакцијата, меѓусебното дејство на компонентите на клетката, а тоа доведува до промени во метаболизмот (на пример се блокира фиксацијата на CO_2 и се отежнува метаболизмот на ацетатите), а како краен резултат се јавува ретардација на растот.

Акутно дејство на азотен диоксид кај скриеносемените растенија, во почетокот се манифестираат со појава на безбојни дамки со сулфурно зелена нијанса. Дамките постепено се сушат и добиваат бела боја, слично на повредите од сулфур диоксид. Одделните некротични дамки кои настануваат на полињата меѓу лисните жили, често се соединуваат и зафаќаат поголеми површини од листот. Некрозите можат да ги зафатат краевите на листовите, особено кај багремот и дабот. Повисоките концентрации на NO_2 предизвикуваат мрежеста некроза, така што зелената боја ја задржуваат само деловите по должината на лисните жили.

Кај голосемените растенија (*Gymnospermae*), со повредите предизвикани под дејство на NO_2 , во почетокот обично се менува бојата на врвните делови на игличките. Тие стануваат црвенкасто-корести или добиваат боја на фуксин. Кај борот и елата често се формираат јасни линии кои ги разграничуваат некротичните од здравите ткива на игличките. Сите наведени симптоми не се толку јасно изразени и не се појавуваат многу често. Поради таа причина, давање дијагноза за повреденост на растението под влијание на NO_2 само на таа основа е мошне несигурно и тешко. NO_2 кај растенијата предизвикува поголеми штети за време на облачни денови отколку за време на ведрите, поради тоа што светлината овозможува реакција со ферментите коишто NO_2 го претвораат во амонијак, додека слабата светлина ја попречува оваа реакција.

Слично на сулфур диоксидот, чувствителноста на одделните растителни видови и кон азот диоксидот не е еднаква. Со проверка на обемен материјал од литературните податоци, Вилијам, (1981), извршил рангирање на дрвенестите растенија според чувствителноста кон NO_2 .

Силно чувствителни	Толерантни
<i>Скриеносемени (Angiospermae)</i>	
<i>Betula pendula</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i>
<i>Malus sp.</i>	<i>Carpinus betulus</i>
<i>Pyrus communis</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
<i>Rosa sp.</i>	<i>Sambucus calicarpa</i>
<i>Rhododendron canescens</i>	<i>Ulmus montana</i>
<i>Голосемени (Gymnospermae)</i>	
<i>Larix decidua</i>	<i>Taxus baccata</i>
<i>Larix leptolepis</i>	<i>Pinus nigra</i>

10.10 Соединенија на флуор како штетни еколошки фактори за растителните организми

Флуорот е бело жолт гас, со остра, карактеристична силна задушлива миризба. Поради големото физиолошко дејство на соединенијата на флуорот, како врз растителните така и врз животинските организми (преку хранливите продукти), потребно е да се посвети големо влијание на зголемувањето на природното ниво на флуорот во биосферата. Од многубројните истражувања на влијанието на флуорните соединенија врз растителните ткива, констатирано е дека во предели каде што била исклучена таква емисија, примањето на флуорот преку кореновиот систем кај растенијата, било регулирано и во случај кога постоеле разлики во содржината на флуорот во почвата. Нивото на флуорот во надземните органи на растенијата, практично го зголемуваат имисиите на флуорот кои се јавуваат во вид на гас и прашина во атмосферскиот воздух. Во предели каде што се отсутни имисиите на соединенијата

на флуорот, максималната содржина на флуорот во зелените растителни делови, зависно од видот, се движи во граница од 10-20 mg·kg⁻¹ сува маса, а понекогаш има и пониски вредности (пример, во игличките на елата 4-8 mg, а кај фуражни култури 5-10 mg·kg⁻¹). Поголеми концентрации од наведените, со сигурност не упатуваат кон имисиона контаминација (Dassler, 1976).

Во сточна храна, содржина на флуор од околу 50 mg·kg⁻¹, веќе претставува опасност за здравствената состојба на домашните животни, независно од тоа дали соединенијата на флуорот се акумулираат во внатрешноста на растителните органи како резултат на гасните имисии, или пак за време на исхраната тие се сталожени врз фуражните култури во вид на превлаки од флуорна прашина. Според препораките на некои истражувачи, доколку пробите за анализа се земаат секој месец од годината, тогаш годишниот просек не смее да биде поголем од 40 mg, додека месечната вредност на содржината на флуорот не смее да ја надмине вредноста од 80 mg·kg⁻¹ (Suttie, 1969).

Во близината на фабриките за производство на фосфорни ѓубрива, алуминиум, челик, циглани, и таму каде што се согорува јаглен, каде низ оцаците се издвојуваат соединенијата на флуорот, содржината на флуорот може да биде и за 100, па и повеќе пати поголема во растителните органи кај културите кои се одгледуваат во таквите области, но сепак не се јавуваат видливи симптоми на оштетување или пак намалување на приносот. Растителните организми кои се одликуваат со голема отпорност, во извесна мерка се способни во своите ткива да го акумулираат флуорот во неактивна форма.

Флуоридите во внатрешноста на растителните органи навлегуваат главно низ стомите. Тие во растителните клетки стапуваат во контакт со бројни ферменти кои се многу чувствителни на стимулативно или депресивно дејство на флуоридите, кое се одразува во интензитетот на примањето на кислородот, образување на клеточни сидови, синтеза на скроб и општ раст на растенијата.

Според Dassler (1976), овошните, градинарските и хортикултурните растенија, може да се рангираат според чувствителноста кон флуоридните соединенија и тоа на следниот начин:

Многу чувствителни	Малку чувствителни
<i>Gladiolus gandavensis</i>	<i>Rosa sp.</i>
<i>Iris germanica</i>	<i>Cucumis sativus</i>
<i>Tulipa gesneriana</i>	<i>Lycopersicum esculentum</i>
<i>Narcissus sp.</i>	<i>Malus domestica</i>
<i>Allium cepa</i>	<i>Syringa vulgaris</i>

Степен на чувствителност на грмушки и дрвјата кон HF

Многу чувствителни	Релативно добро отпорни
<i>Juglans regia</i>	<i>Acer campestre</i>
<i>Picea abies</i>	<i>Acer platanoides</i>
<i>Berberis vulgaris</i>	<i>Sambucus racemosa</i>
<i>Vitis vinifera</i>	<i>Forsythia intermedia</i>
<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Quercus robur</i>
<i>Rhododendron japonica</i>	<i>Philadelphus coronarius</i>
<i>Larix decidua</i>	<i>Evonimus europaea</i>

Кај скриеносемените растенија, првите симптоми на оштетување од соединенијата на флуорот се поврзани со појава на хлороза на врвот на листовите. Подоцна хлорозата се шири кон периферијата и по должината на главниот нерв на листот. При подолготрајно дејство, хлорозираниите делови стануваат некротични, а

понекогаш активната некроза предизвикува предвременно паѓање на листовите. Тие обично стануваат корести или добиваат златеста боја, а по неколку денови од делувањето се јавуваат пукнатини на листовите (William, 1981).

Кај голосемерните растенија, симптомите на акутните оштетувања од флуоридите се појавуваат со дистална некроза или т.н. врвна изгоретина. Помеѓу живите и мртвите делови на игличките минува јасна линија на ограничување. Граничната зона станува темно кореста, односно добива многу потемна боја отколку некротичниот врв на игличките, а често пати и целата игличка може да добие црвенкасто-кореста боја. Според Dassler (1996), оштетувањата на листовите под дејство на флуороводородот кај поголем број растенија се манифестираат со појава на кафеава боја, а кај листовите на тополата и крушата, се појавуваат црни обојувања. Покрај ваков вид на оштетувања, кај крушата, црешите и сливата, покрај појава на врвни некрози на листовите и при мали концентрации на флуорни соединенија, се влошува и вкусот на плодовите.

Општо земено, флуорните соединенија се многу потоксични отколку другите гасни полумии кои се сретнуваат во поголеми количини во атмосферскиот воздух. На пример, чувствителни растителни видови може да бидат оштетени при концентрација на флуориди која е 10 -100 пати помала отколку концентрација на SO_2 . Доколку флуоридите се акумулираат во ткивата на листовите, според нивната количина, можно е да се даде проценка за токсичноста. За повеќето растенија кои се сметаат за чувствителни, содржината на флуоридите е обично околу $0,1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ сува маса, додека толерантните растенија се способни да поднесат и содржина од $0,2 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ без да се забележат симптоми на повреди, а некои дрвенести видови се способни да акумулираат повеќе и од $0,4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ сува растителна маса. Меѓутоа, без оглед на способноста на поодделни растителни видови да акумулираат поголеми количини на флуорни соединенија, без да се забележат некакви морфолошки нарушувања, можат да предизвикаат големи непогодности во случај таквите видови растенија се користат како хранливи продукти за домашните животни, па и за човекот. Во случај домашните животни во својата исхрана да користат загадена храна со флуоридни соединенија, можно е да се предизвика труење. Потешка форма на заболување како последица на флуорот е т.н. *индустриска флуороза*. Болеста се карактеризира со почетно нагризување на забите, при што катниците поцрнуваат. Во случај на натамошно примање на флуор, се деформираат долгите коски и зглобовите, поради што животните накривнуваат и се подгрбавени, а не се во можност повторно да се исправат.

10.11 Озонот (O_3) како штетен еколошки фактор за растенијата

Озонот, хемиски е многу активен и стапува во реакција со составните делови на воздухот формирајќи секундарни соединенија. Во ноќните часови, во атмосферскиот воздух на поголемите урбани средини, озонот е присутен во незначайни количини. Започнува да се формира пред самата зора, се задржува во текот на денот, а во поголеми количини го има за време на мошне топлите сончеви денови, особено во попладневните часови. Овој факт укажува дека озонот се создава фотохемиски од нечистотиите на воздухот, но главно со електрични празнења при високи температури или енергија на ултравиолетовото зрачење во комбинација со атомскиот и молекуларниот кислород.

За човекот може да биде отровна концентрација само од $0,04 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух, а максимално дозволена концентрација за 8 часовно делување изнесува $0,22 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Рожаја-Јаблановиќ, 1980).

Токсичното влијание на озонот врз растителните организми за прв пат било забележано во 40-те години од XX век, а во денешно време на изучувањето на

штетното влијание на озонот врз растителните организми се посветува големо внимание. И покрај многубројните истражувања, се уште нема потполни податоци за механизмите на штетното делување на озонот врз растенијата. Познато е дека со навлегување на озонот во внатрешноста на растителните организми низ стоминиот апарат, се зголемува количината на феноли, шеќери, особено растворливи форми и некои аминокиселини. Се зголемува количината на алфа-аминомаслена киселина и активноста на некои ферменти, додека пак содржината на други аминокиселини и активноста на други ферменти (нитрат редуктази, карбохидрази), како и сулфохидрилните групи, се намалува. Озонот стапува во реакција со липидните системи на клеточните мембрани, а на озоновото дејство особено се чувствителни незаситените масни киселини на мембраните. На клеточно ниво, озонот предизвикува општа плазмоллиза и умртвување на клетките. Физиолошките аномалии предизвикани од озонот се изразуваат преку нарушување на процесите на фотосинтезата и дишењето, изменување на функцијата на мембраните и стомите, како и ред други физиолошки нарушувања (William, 1981).

Класични симптоми при акутни оштетувања под дејство на озон кај скриеносемените растенија се појава на некротични дамки на горната страна на листот. Дамките имаат форма на точкички или шари. За разлика од сулфурниот диоксид и азотните оксиди кои вршат деструкција на целиот мезофил на листот, озонот ги уништува издолжените (столпчести) клетки на палисадниот слој, барем во почетокот, со деструкција на хлорофилот. Поради тоа површинските епидермални клетки остануваат здрави, иако внатрешните се повредени. Покасно, кога озонот ќе го разруши и сунѓерестиот слој, некротични делови ќе се појават на долната страна на листот коишто во случај да бидат осветлени од сончевите зраци, добиваат пурпурна, црвена или кореста боја, а во некои случаи некрозираните делови на листот добиваат посветла боја.

Кај каранфилите, под дејство на озон се намалува бројот на страничното разгранување, а се отежнува општиот раст и цветањето. Тутунот (*Nicotiana tabacum*), претставува класичен пример од растенијата кои се јавуваат како индикатори за степенот на загаденоста на воздухот со озон. Во почетокот се мислело дека појавените точкички на листовите на тутунот се последица на сончевото зрачење, но во 1979 година било докажано дека оштетувањата на листот на тутунот со такви карактеристични белези се резултат на озонот (Штраус, 1989).

Кај голосемените растенија кои се чувствителни на озонот, на врвовите на игличките се јавуваат изгореници. Така, при високи концентрации на озон кај *Pinus strobus*, врвните некротични делови на игличките добиваат црвено кореста боја, а подоцна тие се сушат. Кај *Pinus ponderosa*, озонот предизвикува смалување на димензиите на игличките, хлороза и предвремено паѓање, а општ синдром е сушење. Иглолисните растенија се покажале како почувствителни во споредба со листопадните растенија.

Споре Рожаја и Јаблановиќ (1980), при проценувањето на чувствителноста на одделни видови, за критериум се земаат максимални концентрации кои предизвикуваат видливи оштетувања за време на едночасовна експозиција. Врз основа на такви критериуми се издвоени три групи на растенија, и тоа:

- ♦ чувствителни, кај кои видливи оштетувања се јавуваат при концентрација на озон од $0,22 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух. Во оваа група спаѓаат: тутун, спанаќ, овес, компир, домати и некои украсни растенија;
- ♦ средно чувствителни, при концентрација од $0,42 \text{ mg}$, како што се бегонија, кромид, пченица, хризантеми и др;

- ♦ резистентни видови коишто минимални видливи оштетувања доживуваат при концентрација на озон од $0,75 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ воздух. Тука спаѓаат: репа, морков, орех, јагода и др.

10.12 Пероксиацетил нитрат (PAN) како штетен еколошки фактор за растителните организми

Пероксиацетил нитрат е најтоксична компонента на фотохемискиот смог, и зазема значаен дел од вкупната сума на оксидантите на атмосферскиот воздух. Штетното влијание на пероксиацетил нитрат особено се одразува на младите декоративни растенија, овошните насади и тревниците, а помалку кај грмушките и дрвјата од шумските растенија. Во споредба со озонот, неговото штетно дејство се исполнува во значајно пониски концентрации. Во растителниот организам продира низ стомите на листот и многу брзо се вклучува во биохемиските процеси. Инхибира голем број хормони, реагира со сулфидрилните групи и ги оксидира соединенијата на сулфурот. Слично на озонот, предизвикува плазмолиза и изумирање на клетките на листот, а како физиолошки аномалии под дејство на овој полутант се јавуваат нарушувања на јаглехидратниот метаболизам и во општо земено предизвикува нарушувања во фотосинтетскиот процес.

Симптомите на акутните оштетувања кај растенијата под дејство на пероксиацетил нитрат се напаѓање на сунѓерестиот слој од мезофилот на листот, почнувајќи од базалниот дел, а апикалниот дел, неповреден, продолжува да расте, така да листот добива неправилна форма. После умирањето на листовите тие добиваат стаклеста структура. Под дејство на повисоки концентрации се оштетува целиот лист кој предвремено старее и паѓа, додека со пониски концентрации се предизвикува само хлороза.

Кај растителните видови прагова концентрација на пероксиацетил нитрат е различна за поодделните растителни видови. На основа експериментални истражувања од страна на Davis & Bilhour (1981), е дадена листа на релативно толерантни видови кон пероксиацетил нитрат во САД, од групата на скриеносемените и голосемените растенија од кој ќе ги наведеме следните:

Релативно толерантни	
Скриеносеменници (<i>Angiospermae</i>)	Голосеменници (<i>Gymnospermae</i>)
<i>Fraxinus pensylvanica</i>	<i>Thuja occidentalis</i>
<i>Fraxinus americana</i>	<i>Abies balsamea</i>
<i>Tilia americana</i>	<i>Pinus australiaca</i>
<i>Betula verrucosa</i>	<i>Pinus strobus</i>
<i>Acer platanoides</i>	<i>Pinus silvestris</i>
<i>Quercus robur</i>	<i>Pinus virginiana</i>
<i>Quercus palustris</i>	<i>Picea glauca</i>
<i>Quercus alba</i>	<i>Picea pungens</i>

10.13 Хлор (Cl_2) како штетен полутант за растенијата

Хлорот е познат како зелено-жолт гас со остра задушлива миризма и е 2,5 пати потежок од воздухот. Има широка примена во дезинфекцијата на водата за пиење, а се користи за хлорирање на минералните и органските соединенија, за белење на текстилот и хартијата. Во воената индустрија се користи за добивање на боен отров *фозген*. Поради големата токсичност, хлорот како прв боен отров се користел во Првата

светска војна. При концентрација од 0,1 до 0,15 mg·l⁻¹ воздух, доаѓа до смрт за време од половина до еден час, а со вдишување на концентрација од 2,5 mg·l⁻¹ воздух, настапува моментална смрт. Максимална дозволена концентрација (МДК) на хлор за работни простории и 8-часовно работно време изнесува 2,0 mg на кубен метар воздух, додека граничната концентрација во животната средина за подолг временски период е 0,03 mg·m⁻³ воздух.

Кај растителните организми хлорот исто така може да предизвика оштетувања. Кај скриеносемените растенија симптомите на оштетувањата од хлор се манифестираат со појава на хлороза, пегавост на горната површина на листот слично на повредите од озонот. Некрозите зафаќаат големи површини од листот кои се бело обоени, а кај голосемените растенија се јавуваат дистални некрози. Според Willjam (1981) граничните концентрации на хлор при кои се јавуваат оштетувања на растенијата се наоѓаат меѓу 1,40 и 4,53 mg·m⁻³ воздух при должина на делување од 3 часа. Симптомите на повреда се јавуваат со појава на некрози на врвовите на листовите коишто се кафеаво обоени, слично на оштетувањата предизвикани под дејство на сулфурен диоксид, но можно е, на пример, кај буката или канадската топола, па и кај некои други растенија на настапат пошироки некрози со црвенкасто-кафеава боја. Како и за другите полутанти, чувствителноста на поодделните видови кон хлорот е различна, па според Dassler може да бидат:

Многу чувствителни	Релативно малку чувствителни
Скриеносемени	
<i>Carpinus betulus</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i>
<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Populus tremula</i>
<i>Alnus incana</i>	<i>Amorpha fruticosa</i>
Голосемени	
<i>Picea abies</i>	<i>Picea pungens</i>
<i>Larix decidua</i>	<i>Pinus nigra</i>
<i>Larix leptolepis</i>	<i>Thuja plicata</i>

10.14 Цврсти честички во атмосферскиот воздух и нивно влијание врз растителните организми

Прашината е најгрубата дисперзија што ја формираат честичките со пречник поголем од 10 µm, додека честичките со големина 10-0,01 µm ги формираат аеросолите кои во суштина претставуваат фина прашина и фини т.н. лебдечки честички, чад, саѓа, магла, пареи кои произлегуваат од ливници, поленов прав, бактерии, вируси и др. Грубата и лебдечката прашина потекнуваат од природни и антропогени извори и претставуваат значаен показател кој го одредува степенот на загадувањето на атмосферскиот воздух. Во доста загадените реони на поголемите градови и во околината на индустриските комплекси, количината на прашината може да достигне 2-25 t·km⁻² месечно, чија вредност е променлива во зависност од годишното доба. Обично количината е поголема во зимските месеци во споредба со летните, како резултат на користењето на поголема количина на горива во грејната сезона.

Прашината има битно влијание во намалувањето на квалитетот и квантитетот на повеќе фуражни култури. Прашината има особено негативно влијание на силажирањето на сурова сточна храна. Во пределите со висока имисија, мора да се има во предвид и количината на прашината прилепена на листовите или плодовите на овошните и градинарските култури, којашто не може да се отстрани со вообичаено миење. Ова мора да се земе во предвид кога се работи за производство на овошје и зеленчук во близина на топилници за обоени метали, фабрики за производство на фосфати и други

претпријатија кои во атмосферата исфрлаат прашина која содржи: олово, флуор или арсен. Не треба да се занемари ни наталожената прашина врз стаклата на стакларниците, топлите леи или врз фолиите при одгледување на градинарските култури или хортикултурите. Во зависност од видот и количината на прашина, во помала или поголема мерка се намалува интензитетот на светлината што во некои случаи го пролонгира фазниот развој на културите. Според некои истражувачи, во Холандија било докажано дека приносот на марулата и спанакот одгледувани под запрашено стакло бил за половина помал во споредба со приносот на истите култури кои биле одгледувани во стакленици со незапрашени стакла.

Од тешките метали кои се наоѓаат во прашина, на прво место треба да се истакне оловото. Областите кои се во врска со претпријатијата кои произведуваат и преработуваат тешки метали, особено црната и обоената металургија, се изразито загрозени, меѓутоа за оловото во атмосферскиот воздух голем извор претставува сообраќајот, односно издувните автомобилски гасови поради застапеноста на оловото во бензинот. Во атмосферскиот воздух може да се најде во вид на ситни честички со дијаметар од 1 μm , па и помали, кои многу лесно достигнуваат во респираторните органи на човекот и тоа до самите алвеоли на кои начин лесно поминуваат во крвотокот. Освен оловото, скоро сите ретки и тешки метали кои се наоѓаат во атмосферската прашина (жива, кадмиум, кобалт, цинк, ванадиум, манган, железо, бакар), порано или подоцна се таложат на површинскиот слој на почвата или вегетацијата. Тие при повисоки концентрации се штетни за растителните организми, а индиректно и за животинските организми, па и за човекот кој се наоѓа на врвот на трофичката пирамида. Колкава количина ќе биде задржана врз површината на растителните организми, зависи од формата и густината на листовите и нивните израсоти (трихоми), присуство и отсуство на смолни материи, восоци. Потврдено е дека со отстранувањето на восокот и тврдите честички од површината на епидермисот со помош на хлороформ, содржината на оловото во анализираните листови се намалила. Тоа значи дека голема количина на туѓи материи, вклучувајќи ги и токсичните елементи, во нормални услови се задржуваат на површината на растителните органи, односно не се измиваат ниту со поинтензивни дождови. Тоа значи дека покрај количината на тешките метали која се наоѓа во внатрешноста на растителните клетки и ткива, примени од почвениот супстрат, голем дел од нив во пасивна форма е присутен врз површината на органите, меѓутоа сеуште се малубројни податоците кои укажуваат на големината на делот од вкупната количина на наталожените материи врз листовите кои продираат во внатрешноста на растенијата. Главно, содржината на тешките метали во внатрешноста на растителните органи, е во зависност од генетските специфичности на одделните видови, од нивната селективна способност во примањето на тие метали, како и од способноста на одделните видови да ги акумулираат тие метали, но значаен фактор е и степенот на загаденоста на подрачјето со тешки метали. На пример, според Богоевдев и Бигоев, при иста содржина на олово во почвата, во близината на една патна магистрала, во фитомасата на мовот *Hypnum cupresiforme*, било измерено 206,2 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ олово на сува растителна маса, кај *Poa nemoralis* 31,2 mg , *Cruciata glabra* 36,2 mg , а кај тревести видови кои вегетирале по должината на автомагистралите на градот Халифакс, оловото варирало од 140-500 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ сува растителна маса, во Австрија од 111 -201 mg .

Кај растителни видови кои вегетираат во Скопје се добени следните вредности на содржината на оловото:

$\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ сува маса								
<i>Abies alba</i>			<i>Pinus nigra</i>			<i>Tilia platyphyllos</i>		
иглички	кора	почва	иглички	кора	почва	лист	кора	почва
32-64	30-67	61-82	31-64	33-78	8-84	27-74	32-71	45-101

Мерењата беа вршени на 5 мерни локалитети во градот Скопје кои се разликуваат според степенот на загаденоста (Средно Водно, Долно Водно, Градски Парк, Жена Парк, Автокоманда). Највисоки вредности на содржината на оловото во наведените органи на испитуваните растенија и површинскиот слој на почвата се измерени во индустрискиот дел на градот, односно во Автокоманда како и во мерната точка Жена Парк во самиот центар на градот со висока фреквенција на сообраќај, додека најниски вредности се добиени во локалитетите Средно Водно и Градски Парк кои претставуваат релативно почисти реони во градот.

Добар пример за влијанието на атмосферската прашина врз содржината на оловото и кадмиумот во површинскиот дел на почвата и во растителните органи, претставуваат истражувањата на Веселинова (1995) вршени во околината на Злетово. Од преработката на олово-цинковата руда во близината на селото Стрмош се наоѓаат стари јаловишта чиј дебелински слој на наслагите достигнува и неколку метри. Од овие јаловишта ветерот непрекидно носи со себе големи количини прашина богата со тешки метали кои ги разнесува низ околниот простор и ги загадува културните растенија, па и почвата. За да се добие претстава за размерите на загадувањето, ќе прикажеме само еден мал дел од истражувањата кои се однесуваат на содржината на оловото и кадмиумот во листовите и плодовите на домотот и пиперка, како и во површинскиот слој на почвата во околината на Стрмош, споредени со вредностите на истите метали, кај истите култури одгледувани над Злетово, локалитет кој авторот го сметал за релативно чист и служел како контролно мерно место. Мерењата биле вршени континуирано низ целата вегетациона 1992 година со земање на проби еднаш месечно и се добиени следните податоци:

	Злетово (контрола)		Стрмош (загадена средина)	
	mg·kg ⁻¹ сува маса			
	олово	кадмиум	олово	кадмиум
	почва			
	46,6	5,2	482,4	16,0
	домат			
лист	21,08	2,81	81,20	7,56
плод	14,16	2,39	41,46	6,71
	пиперка			
лист	21,08	2,85	52,78	7,84
плод	16,07	3,01	35,34	6,95

Механизмите на токсичното делување на тешките метали кај растенијата се разновидни, меѓутоа за сите е карактеристично следното дејство: тие ја нарушуваат функцијата на разни ферменти, се јавуваат како антиметаболити, образуваат отпорни талози или хелати со главните состојки на клетките, стапуваат во улога на катализатори во разградувањето на главните метаболити, вршат промени во пермеабилноста на клеточните мембрани, а вршат и замена на значајните структурни хемиски елементи во клетката. Секој вид од наведените нарушувања под дејство на тешките метали, многу сериозно можат да нарушат цел ред значајни физиолошки функции.

Граничните концентрации на тешките метали кои предизвикуваат оштетувања на растенијата е мошне тешко да се одредат, бидејќи многу од нив во мали количини се неопходни за растенијата, а од друга страна, голем број растенија се помалку или повеќе толерантни кон одделни тешки метали во одредено станиште. Бројни елементи како што се кадмиум, никел и талиум, покажуваат голема способност на подвижност и многу лесно можат да бидат отстранети од растението, а други пак како што се: жива,

ванадиум, олово, цинк и други, имаат способност да се акумулираат во органите. Кај разните растителни видови граничните концентрации на содржината на тешките метали при кои се забележуваат симптоми на оштетување (некрози, хлороза на врвовите или рабовите на листовите, предвременно паѓање и др.) се различни. Меѓутоа, бројни растителни видови кои се сметаат како концентратори на одделни тешки метали, не покажуваат патолошки знаци во својата морфологија, ниту пак нарушување на метаболитичката активност, но сепак доколку таквите растителни видови служат како продукти во исхраната, можат да предизвикаат тешки последици кај консументите.

10.15 Кисели дождови и нивно влијание врз растенијата

Кисели дождови кои настануваат со оксидација на полуциите, особено на сулфур диоксидот, азотните оксиди и продуктите на нивната оксидација, озонот, водород пероксидот итн., можат да предизвикаат штетни влијанија не само на одделни предмети или живи организми, туку и глобално.

Влијанието на киселите дождови врз екосистемите може да биде индиректно, односно штетите кои може да бидат предизвикани не се директно од киселите дождови туку од процесите кои се одвиваат под нивно влијание. На пример: ослободениот алуминиум во водите или почвениот раствор како резултат на закиселувањето, може да ја зголеми концентрацијата на тешките метали, а со промена на рН вредноста се изменува и нивната растворливост. Ако под влијание на киселите дождови се изменат биолошките и хемиските карактеристики на почвата и водата на копнените и водните екосистеми, може да дојде до промена или изумирање на растителните и животинските организми. Обично индиректните влијанија не се манифестираат само во областите каде што се формираат полутантите, туку нивното дејство може да се јави и на далечина со стотици километри од изворот на загадувањето. Иако почвата располага со извесна пуферизациона способност со која ги неутрализира јоните кои предизвикуваат закиселување, сепак таквата способност е во зависност од типот на почвата, начинот на обработката и од близината на изворите на загадувањето на атмосферскиот воздух. Водородните јони кои излегуваат во почвата, можат да предизвикаат замена на катјоните кои се наоѓаат во адсорпцискиот комплекс на колоидните честички на почвата како што се калциум, калиум и магнезиум, со што тие можат да бидат исплакнати во подлабоките почвени слоеви, а со тоа почвата се закиселува. Растворените и на тој начин лесно приемливи јони на тешките метали, претставуваат токсиканти кои можат да предизвикаат изумирање на растенијата.

Првите сознанија за оштетување на шумските екосистеми под влијание на киселите дождови се добиени уште во 1880 година кога во областите во близината на заводите за металургија во САД (Онтарио), било забележано масовно изумирање на вековните шуми. Во 1900 година е забележано изумирање на дабовите шуми во Франција и Германија, а во 1940 година на буковите и брезови шуми во САД и Канада. Во 1970 година се влошува состојбата на високопланинските шуми во Централна Европа со масовно сушење на обичниот бор во Германија и Русија, а во 1980 година масовно оштетување на приморскиот бор во Франција. Во Германија се проценува дека 30% од шумските масиви во почетокот на XXI век би исчезнале, а во Унгарија сушењето на дабовите шуми во северните масиви изнесува 10%. Причината за сушењето на шумите во Унгарија се смета дека е последица на адсорпцијата на тешките метали од страна на растенијата како резултат на закиселувањето на почвите како и уништувањето на габите кои со корењата на дабот формираат микориза. Овие габии се наоѓаат во симбионтска врска со одделни виши растенија како што се и дабовите, формирајќи микоризиски биотски однос кои за неколку пати ја зголемуваат

способноста за апсорбирање на хранливи материи. За микоризните габи е карактеристично голема чувствителност кон закиселувањето на почвата. И во Република Македонија се забележува сушење на дабовите и боровите шуми кое според стручњациите на Шумарскиот факултет во Скопје се одвива со голем интензитет.

11. БИОТИЧКИ ОДНОСИ КАКО ЕКОЛОШКИ ФАКТОРИ

Под биотички односи или биотички фактори се подразбираат меѓусебните влијанија што организмите ги исполнуваат едни врз други врз развојот, растот, исхраната, репродукцијата, продукцијата и нивно угинување. Тие влијанија може да бидат или во рамките на популацијата на истиот вид (хомотипски), или пак помеѓу организмите на различните видови (хетеротипски), било да се работи за влијанија помеѓу различните растителни или животински организми или помеѓу растителните и животинските организми.

Меѓусебните односите на организмите може да бидат корисни и за едниот и за другиот организам или штетни, понекогаш корисни за едниот, а штетни за другиот организам итн. Според карактерот на тие односи се разликуваат неколку биотички меѓусебни односи и тоа:

Мутуализам. Заеднички живот каде што двата партнера имаат корист. Во случај тој однос на заеднички живот да е на ниво на клетка, се зборува за симбиоза а организмите се означени како симбионти. Мутуализмот може да биде факултативен (незадолжителен) и облигатен (задолжителен) каде што организмите не можат да живеат едни без други. Дobar пример за биотичкиот однос мутуализам претставуваат лишаите. Тоа е симбиоза помеѓу автотрофни алги и хетеротрофни габи. При ваквиот заеднички начин на живеење габата ја снабдува алгата со вода и минерални материи од почвата, а за возврат добива од автотрофната алга асимилати, првенствено јаглехидрати.

Биотички однос мутуализам претставуваат и азотофиксаторите кои живеат заеднички живот со корењата на вишите растенија, особено легуминозните. Бактеријата *Rhizobium radicicola*, низ кореновите влакненца навлегува во клетките на примарната кора на коренот, ги инфицира и тие интензивно се делат формирајќи макроскопски грутчести творби исполнети со бактерии. До овој момент може да се зборува за чист паразитизам. Меѓутоа инфекцијата не се шири надвор од брадавичастите структури. Протопластот од клетките на домакиниот почнува да ресорбира дел од бактериите на кои начин растението доаѓа до азот кој бактериите го врзуваат од воздухот после инфицирањето на растението. За фиксација на слободниот азот потребен е контакт на бактеријата со домакиниот кој ја снабдува со јаглехидрати. Консумирањето на бактериите напредува се до цвeteњето на растението, а после тоа кај едногодишните виши растенија таквите грутчести творби пропаѓаат и не се способни да консумираат бактерии во поголем број, туку оние што влегоа во коренот се враќаат назад во почвата.

Постојат и ред односи помеѓу организмите кои се од обострана корист, но немаат карактер на симбиоза во тесен смисол на зборот бидејќи организмите не се трајно поврзани во заеднички живот. Во таков случај може да се зборува за кооперациски однос. Пример, има животински организми кои привремено живеат во растителни органи (цвет) и за тоа време вршат опрашување (зоохорија).

Комензализам. Заеднички живот во кој едната единка има корист, а другата нема корист, меѓутоа нема ни штета. Таков заеднички живот имаат епифитните растенија кои главно се претставени од алги, лишаи и мовови. На пример во северните четинарски шуми чести се висечките лишаи: *Usnea* и *Alectoria*. Во тропските влажни дождовни шуми, меѓу епифитите се наоѓаат и виши растенија како што се на пример, *Asplenium nidus* како и претсавници од фамилиите: *Araceae*, *Orchidaceae* и др., кои се имаат специфични корења со кои ја примаат атмосферската влажност. Понекогаш

еписитите може да се развиваат во толкава мерка, што го спречуваат нормалниот развој на крошните на дрвјата. Во таков случај не може да се зборува за коммензализам бидејќи не се однесува на заеднички живот од кои едниот нема корист но нема ни штета.

Паразитизам. Под паразитизам се подразбира таков однос помеѓу два организма, каде што активноста на животот на едниот организм доведува до тешки промени во телото на другиот организм. Разликуваме ектопаразити, кои паразитираат на надворешноста на растителното тело и ендпаразити во внатрешноста на домаќините. Според начинот на исхраната разликуваме *холопаразити* или *вистински паразити* и *хемипаразити* или *полупаразити*. Првите имаат хетеротрофен начин на исхрана, а вторите автотрофен, односно органските материи ги произведуваат фотосинтетски, а домаќинот ги снабдува со вода и минерални материи. Некои паразити се ограничени на еден домаќин, а други на два или повеќе домаќини. Забележлив пример од полупаразитите се имелите (*Loranthaceae*), застапени кај нас со три родови: *Loranthus*, *Viscum* и *Arceuthobium*.

Жолтата имела (*Loranthus europeus*) е многу чест паразит на дабот, претка на костенот, додека белата имела (*Viscum album*), повеќе паразитира на тополата и липата, а често пати и на овошните дрвја, а особено на стеблата од јаболкниците. На елата паразитира *Viscum abietis*, а во приморските краевина на смреката (*Juniperus oxycedrus*) паразитира *Arceuthobium oxycedri*.

Во групата на хемипаразитите припаѓаат претставници од фамилијата *Scrophulariaceae*, како што се видовите на родот *Rhinanthus*, па чести паразити на коренот кај ливадските растенија се: *Melampyrum*, *Euphrasia*, *Pedicularis* и др.

Многу паразитски бактерии и габи се причинители на разни болести кај растенијата и животните. Познати се на пример, паразитите од групата габи т.н. *Phycomycetes*, како што е на пример пероноспората на виновата лоза (*Plasmopara viticola*), чии мицелии живеат во внатрешноста на листовите и плодовите на лозата, па пероноспората на компирот (*Phytophthora infestans*) и др. Рѓите исто така претставуваат штетни паразити како на пример, житната рѓа (*Puccinia graminis*). Развојниот циклус на оваа габа почнува на шимширот (*Berberis vulgaris*), а го завршува на втор домаќин од тревестите растенија, на пример, пченицата или ржта. Од паразитските габи познати се и видовите кои припаѓаат на родот *Ustilago* (*Ustilago zea*, *Ustilago tritici*, *Ustilago avenae*) кои паразитираат на пченката, пченицата, овезот итн.

Од вишите растенија кои во текот на еволуцијата преминале во холопаразити, позната е вилината косица или т.н. жолта трева (*Cuscuta*), којашто е чест паразит на стеблата и листовите на детелината, луцерката, копривата, пиперката и на многу други растенија. Позната е итн. сина китка (*Orobancha*) која паразитира на корењата кај голем број виши растенија (домати) кој паразит предизвикува големи штети на културните растенија, а исто така и во шумарството.

Предација. Еден вид на интеракција кога еден организм (предатор) напаѓа и убива друг организм (жртва). На тој начин првиот вид прима храна, а вториот трпи штета. Во растителниот свет тоаков биотички однос се однесува повеќе за инсективорните растенија како што се на пример: *Utricularia*, *Aldrovanda*, *Dionea*, *Drosera*, *Nepenthes* и др.

Антибиоза. Многу растителни видови излучуваат материи кои го инхибираат растот и развојот на други растенија. Така на пример, микроорганизмите: *Penicillium*, *Streptomyces*, *Actinomycetes*, лишаите како и голем број виши растенија, синтетизираат антибиотички материи кои го спречуваат развитокот на други бактерии. Голем број на

виши растенија исто така излучуваат материи кои инхибиторно делуваат на други растенија. На пример, *Hieracium pilosella* излучува материја која го спречува растот на други растенија или пак, орловиот папрат со излучените материи го спречува 'ртењето на желадите од дабот. Меѓусебното влијание на вишите растенија преку материите кои ги излучуваат, се означува и како *алелопатија*.

Компетиција. На простори каде што живеат растенија со исти или слични животни потреби со поголем број отколку што дозволуваат животните услови, се води борба за просторот, храната, светлината итн.

Растењето на индивидуите, просторот, а со тоа и изворите за храна и енергија се помали, поради што послабите постепено изумираат, а се одржуваат само највиталните. Тоа се воочува со примерот кој го дава Морозов, по кој на 1 ha површина би можело да растат 1 048 680 десетгодишни единки на бука. Во 50 годишна состоина, на истата површина остануваат околу 4 460 единки, а во 120 годишна состоина, само 509 стебла, односно останува само еден примерок на секои 2 000 единки. Исто таква конкуренција постои и помеѓу различните видови во истиот простор. Во конкуренцијата доминираат видовите кои се одликуваат со брз раст, сезонски периодицитет, можност за регенерација на вегетативните делови, начин на размножување итн.

12. Примарна органска продукција

Примарна органска продукција претставува количина на синтетизирана органска материја на единица површина (хектар) за единица време (ден, година, повеќе години итн.). Во повеќето случаи се изразува во тони органска сува растителна маса на 1 ха за една година. Во случај да се работи за количина на органска продукција создадена за една година, тогаш станува збор за годишна примарна продукција.

Примарна продукција во суштина е продукција на органска материја створена по пат на фотосинтеза од автотрофните организми. Вкупната органска продукција во текот на една година од автотрофните организми се означува како *брuto продукција*. Во суштина под брuto продукција се подразбира вкупна количина на јаглерод кој се врзал по пат на фотосинтезата во текот на една година и резултира од збирот на нето продукцијата и дишењето.

$$\text{Брuto продукција (Пб)} = \text{Нето продукција (Пн)} + \text{Дишење (Д)}$$

$$\text{Пб} = \text{Пн} + \text{Д}$$

Вградениот јаглерод во фотосинтетскиот процес во нето продукцијата се искористува за изградба на органски материи, од кои во текот на годината еден дел се издвојува и паѓа повторно на површината на почвата во одредено станиште во вид на опад и отпад (Оп), или се искористува од страна на консументите (К). Опадот е составен од отпаднати едногодишни органи (целокупните отпаднати органи на едногодишните растенија, листовите, цветовите, плодовите, ситни гранки, изгниени корења, асимилати во течна состојба на коренот, разновидни излачевини, како и целокупниот материјал со кои се хранат консументите. Делот на органската маса кој се вградува во повеќегодишните органи (крупни гранки, стебло, корен) кај повеќегодишните растителни видови го формираат годишниот прираст, кој секоја година ја зголемува фитомасата на повеќегодишните растенија било да се наоѓаат поединечно или во рамките на шумски заедници или екосистеми (Гп).

Според тоа нетопродукцијата е составена од следните елементи на органската маса која се формира во текот на една година:

$$\text{Пн} = \text{Гп} + \text{Оп} + \text{К}$$

Примарната продукција (П) ќе биде поголема ако е поголем интензитетот на фотосинтетскиот процес (ИФ) на растителните видови, степенот на искористувањето на светлината која паѓа на сложената асимилациона површина односно од индексот на лисната површина (ИЛП), како и од должината на продуктивниот период (Вп).

$$\text{П} = \text{ИФ} \times \text{ИЛП} \times \text{Вп}$$

Индексот на лисната површина го одредува влијанието на големината и положбата на асимилационата површина. Степенот на обраснатоста на изданоците со листови ќе биде оптимален за фотосинтеза, ако апсорпцијата на фотосинтетски активната радијација (ФАР) која минува низ лисниот покрив, ја постигнува својата максимална вредност. При посеви на земјоделски култури, оваа вредност се постигнува при индекс на лисна површина (ИЛП) од 4. Индексот на лисната површина се одредува кога целокупната површина на листовите на сите растителни видови што се наоѓаат на

одредена површина од почвениот простор, се подели со површината на тој простор, на пример 1 ha или 10 000 m².

На пример, во екосистемот **Quercetum frainetto-cerris macedonicum** во Националниот парк "Галичица", лисната површина на сите видови кои го изградуваат овој екосистем, лисната површина по катови е следната:

кат на дрвја	44067 m ²
кат на грмушки.....	3820 m ²
приземен кат (тревести растенија)	1322 m ²
Вкупно 49209 m ² или	
ИЛП = 4,92 ha/ha	

Густијната на облистеноста на растенијата и степенот на покровноста не се единствени фактори кои влијаат врз продуктивноста. При лоши услови во однос на исхраната, температурен, светлосен, воден режим како и несоодветен однос на другите еколошки фактори било да се работи за биогени или штетни за растенијата, не се во можност да формираат поголем листен апарат, а со тоа и индексот на лисната површина ќе биде мал.

За разлика од агроекосистемот со кои управува човекот, за природните екосистеми не е битно кој извлекува корист од примарната продукција: дали самите растенија за својот прираст, консументите, почвените организми или човекот. Значаен дел од усвоениот јаглерод по пат на фотосинтезата се расходува со дишењето и не може да биде искористен за изградбата на растителното тело. Потрошениот дел од бруто продукцијата за покривање на дишењето, можно е да се изрази со *економичниот коефициент на продуктивноста* (Екп). За разлика од економичниот коефициент на фотосинтезата (Екф), тој не се однесува само на листовите и условите кои се благопријатни за фотосинтеза, туку го покажува односот помеѓу бруто продукцијата и дишењето на еден растителен вид, фитоценоза или екосистем и тоа на сите делови на растението, во природни услови во тек на подолг временски период (вегетациски период или година). На тој начин Екп е средна вредност за дневните и ноќните часови, за периодот на мирување и продуктивниот период, но пред сѐ, тој го одразува билансот на CO₂ кај растенијата во целина со сите зелени и незелени делови:

$$\text{Екп} = \text{Пб} : \text{Д} \text{ или } (\text{Пн} + \text{Д}) : \text{Д}$$

Економичниот коефициент на продуктивноста обично е еднаков на 2, во случај да количината на акумулираните асимилати вградени во растенијата кои ја формираат биомасата на годишната продукција е еднаква на потрошената материја во дишењето. Често пати односот помеѓу продукцијата и дишењето се изразува во проценти. Така на пример, ако Екп е еднаков на 2, тоа значи дека дишењето изнесува 50 % или 0,5.

За планктонските популации (нижи организми кои лебдат во водата), ливадските заедници и др., вредностите на Екп се блиски со економичниот коефициент на фотосинтезата (Екф), додека кај дрвенестите растенија, шумските заедници, грмушките, макиите и др., поради големата непродуктивна маса (дрвесина, корења, гранки), кои фотосинтетски се неактивни, а само дишат односно трошат материја, економичниот коефициент на продуктивноста е помал за $\frac{1}{3}$ од економичниот коефициент на фотосинтезата.

Влажните тропски шуми расходуваат повеќе од 70 % од продуктите на фотосинтезата. Поради тоа економичниот коефициент на продуктивноста е помал од 50 % (1,29), додека кај една шеесет годишна дабова шума во наши услови или во услови

на Средна Европа од брутопродукцијата само 45 % се расходува за дишење, а Екп е над 50 % (2,23).

Економичниот коефициент на продуктивноста ни покажува во кој стадиум на развој се наоѓа една фитоценоза. Прирастот на биомасата, односно создавање на органска материја во текот на годината кај една повеќегодишна шумска заеница, покажува позитивен биланс во младоста, бидејќи фотосинтетската активна маса (лисна маса) е поголема во споредба со дрвната маса, а со стареењето на заедницата тој однос се менува за сметка на непродуктивната маса. За колку дрвјата стануваат покрупни, за толку мртвиот непродуктивен капитал е поголем. Се доаѓа до таква состојба, кога органските материи створени со фотосинтетската активност се трошат односно се доволни само за обновување на листовите и покривање на дишењето на големата маса составена од гранки, стебло и корен кои фотосинтетски се непродуктивни. Во листопадните шуми според некои автори прирастот на дрвната маса прекратува кога делот на листовите од вкупната маса изнесува помалку од 1 %.

Може да се одреди и економичниот коефициент на продуктивноста и на екосистемот како целина (ЕКПс), меѓутоа е потребно да се одреди и вредноста на расходите кои ги прават хетеротрофните организми во процесот на дишењето. Економичниот коефициент на продуктивноста на екосистемот ја прикажува состојбата во однос на развојот на екосистемот. Зрелите климаксови екосистеми имаат ЕКп околу еден т.е. примарната продукција во целост се искористува за енергетскиот промет на сите компоненти во екосистемот. За екосистеми кои се во развој, тој изнесува 1,3-1,5, а во случај да примарната продукција нагло се намалува, на пример, како резултат на напаѓањето на разни штетници, може да биде и помал од единица.

Кога станува збор за органска продукција, се мисли на целокупната фитомаса на еден екосистем, како надземна, така и подземна фитомаса. Понатака како надземната така и подземната фитомаса може да се подели на поодделни фракции. На пример, надземните делови може да се поделат на жив, односно зелен функционален дел, која фракција обично се означува како фитобиомаса и мртвиот дел кој е преставен со простирката. Истата поделба може да се изврши и на подземниот дел на фитомасата.

На Земјата во одредено време, моменталната биомаса изразена во сува материја се проценува на $2452 \cdot 10^9$ тони. Меѓутоа нивната распределба ни од далеку не е рамномерна. На копното во дадено време, земајќи го предвид и живиот свет во реките и езерата, се наоѓа главниот дел на живата маса која се проценува на $2422 \cdot 10^9$ тони, додека во океаните во дадено време само $3,2 \cdot 10^9$ тони, што значи моментално живата маса на копното е 750 пати поголема од биомасата на океаните, иако распространувањето на океаните на земјината топка е 3 пати поголема од копното.

Поголемиот дел од биомасата на копното го даваат растителните организми и тоа 120 пати биомасата на растенијата е поголема од масата на консументите и редуцентите. Во океаните е обратно бидејќи во даден временски момент, масата на консументите и редуцентите е 15 пати поголема од моменталната маса на растенијата.

На копното најголемиот дел од фитомасата ја даваат шумите и тоа тропските шуми. Од вкупната површина на копното, 39% е покриена со шуми, а нивното учество во фитомасата изнесува 82 %. Од вкупно фиксираната енергија на биосферата, скоро половина е врзана од страна на шумите.

	Копно	Океани
Фитомаса	$2402 \cdot 10^9 \text{ t}$	$0,2 \cdot 10^9 \text{ t}$
Консументи и редуценти	$20 \cdot 10^9 \text{ t}$	$3,0 \cdot 10^9 \text{ t}$
Вкупно	$2422 \cdot 10^9 \text{ t}$	$3,2 \cdot 10^9 \text{ t}$

Со каков интензитет се одвива продукцијата на фитомасата, може да се добие претстава ако се разгледа годишната примарна продукција. Годишната примарна продукција на Земјата се проценува на $232,5 \cdot 10^9$ t сува материја т.е. 10 % од вкупната фитомаса. Меѓутоа, интензитетот на продукцијата е различен на копното со продукцијата на океаните. На копното за време од 1 година се формира фитомаса која одговара на $117,5 \cdot 10^9$ t сува материја што претставува 7 % од вкупната фитомаса на копното.

За разлика од копното, во океаните годишната продукција изнесува $60 \cdot 10^9$ тони сува материја, која во вкупната фитомаса на одредено време претставува 30000% односно 300 пати повеќе. Бидејќи фитомасата ја дава едноклеточниот планктон, нивната моментална маса не е толку голема, но поради многукратната репродукција во текот на 365 дена, годишната продукција е изразито висока.

Во нашата република за подолг временски период е истражувана фитомасата на сите видови кои се составен дел на екосистемот **Quercetum frainetto-cerris macedonicum** во Националниот парк "Галичица". Големината на фитомасата на поодделните органи на растителните видови кои го изградуваат екосистемот и количината на минералните материи во таа маса изразена на 1 ha е следната:

Кат на дрвја	Биомаса [$t \cdot ha^{-1}$]	Минерални материи 8 биоелементи [$kg \cdot ha^{-1}$]
лисна маса	3. 471	133,13
дрвесина	137,801	1195,74
гранки	24,918	733,558
кора од стебло	22,054	775,39
цветови	0,029	4,36
плодови	0,109	7,96
Вкупно	188,38	2850,00
Кат на грмушки		
листови	0,101	1,76
стебло	0,427	6,66
Вкупно	0, 528	8, 42
Приземен кат	0,237 $t \cdot ha^{-1}$	13,86 $kg \cdot ha^{-1}$
Вкупно надземна	189,147 $t \cdot ha^{-1}$	2872,28 $kg \cdot ha^{-1}$
Подземна маса	47,019 $t \cdot ha^{-1}$	792,35 $kg \cdot ha^{-1}$
ВКУПНА БИОМАСА	236,166 $t \cdot ha^{-1}$	3664,79 $kg \cdot ha^{-1}$

Во наведениот екосистем на плоскачот и церот во Националниот парк "Галичица", годишниот опад изнесува $4,5 t \cdot ha^{-1}$ органска маса кој содржи вкупно 204,96 kg минерални материи (12 хемиски елементи), а вкупната резервна шумска простирка изнесува $10,30 t \cdot ha^{-1}$.

Во сличен екосистем (**Quercetum frainetto-cerris macedonicum**) на Велешките брда кои се одликува со тоа што вегетира на многу понеповолни еколошки услови во поглед на хидротермичкиот режим и др., измерената моментална биомаса е многу помала во споредба со претходниот екосистем и тоа:

лисна маса.....	6,50 t·ha ⁻¹
гранки.....	19,71 t·ha ⁻¹
кора.....	3,79 t·ha ⁻¹
дрвесина.....	13,66 t·ha ⁻¹

Вкупно надзена фитомаса:	43,66 t·ha ⁻¹
Вкупно минерални материи во надземната фитомаса:	1065 kg·ha ⁻¹
Резервна шумска простирка:	10,36 t·ha ⁻¹
Минерални материи:	407,90 kg·ha ⁻¹

Примарните продуценти непрекинато создаваат органска материја која оди за изградбата на растителните тела, а потоа непосредно или по заобиколен пат низ синцирот на исхраната се акумулира на површината на почвата во вид на мртва органска простирка, која понатаму под влијание на организмите разградувачи односно минерализатори се разградува до минерални материи кои повторно се достапни за растителните организми.

Билансот на минералните материи и јаглеродниот биланс во процесот на органската примарна продукција горе долу се усогласени. Прирастот на растителната органска маса е регулиран со усвојувањето на минерални материи, а органската материја створена по пат на фотосинтеза претставува материјал во кој се вклучени и минералните материи. Поради тоа, ако се тргне од равенката за одредувањето на органската продукција, можно е да се пресмета и годишното усвојување на минералните материи во еден екосистем, во случај да ја знаеме количината на пепелта и нејзиниот состав во растителната маса.

Од општата количина на минерални материи (Ma), усвоени во текот на една година од страна на растителноста на единица површина, еден дел се одделува во текот на таа иста година во минерална форма по пат на рекреција задржувајќи се на надворешната површина на растителните органи (на пример заедно со водата која се испарува преку лисната површина или на кората на гранките и стеблата), која количина дождовите ја плакнат (одмиваат), а и количината на минерални материи кои ги содржи самата дождовна вода (M1), а другиот дел се вградува во органската маса на повеќегодишните органи (гранки, стебло, кора, дрвесина, корен) и можно е да се задржи подолг период во тие органи (M2).

$$Ma = M1 + M2$$

Минералните материи вградени во растителната маса соодветно на равенката за примарната продукција, се распределуваат во масата на годишниот опад и отпад (Op), во отуѓената органска маса од страна на консументите и вградена во своите тела (K), а другиот дел останува вграден во органската маса на повеќегодишните органи формирајќи го годишниот прираст на тие органи (Гп).

$$M2 = MOp + MK + MГп$$

Односот на отуѓените минерални материи по пат на рекреција исплакнети од дождовната вода како и количината која ја содржи самата дождовна вода (M1) и количината на минералните материи кои се враќаат назад во екосистемот со минерализацијата на годишниот опад (MOp), можно е да се изрази со коефициент на кружење на минералните материи (Kкм)

$$K_{км} = (MOp + M1) : Ma$$

Благодарение на природното кружење на материите, усвоените минерални материи од педосферата по прикажаниот пат, повторно се враќаат во екосистемот, на кои начин се одвива кружниот тек на материите регулиран со природните законитости.

Во македонскиот плоскачево церовиот дабов екосистем во Националниот парк "Галичица" (***Quercetum frainetto-cerris macedonicum***), од вкупната сума на минерални материи кои ги содржи фитомасата пресметано на хектар, со годишниот опад (Оп), во кои спаѓаат листови, цветови, плодови, ситни гранчиња, тревести растенија, во текот на истата година се враќаат $179,84 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, а со дождовите кои вршат плакнење (миење на листовите, гранките и стеблата, како и количината која ја содржат самите дождовни води изнесува $112,23 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, или вкупно годишно во екосистемот се враќаат $291,01 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$.

Во агроекосистемите кои се под управување на човекот, со годишната реколта која човекот секоја година ја отуѓува од екосистемот за задоволување на своите потреби, се отстранува од екосистемот голема количина на минерални материи. Поради тоа човекот, за да не ја наруши рамнотежата, одземените минерални материи заедно со фитомасата, ги надокнадува во додавање на природни органски и минерални ѓубрива.

13. ЛИТЕРАТУРА

- Ахматов, К.А. (1976). Адаптация древесных растений к засухе. АН Киргисской ССР, "ИЛИМ", Фрунзе.
- Алексеев, А. М. (1950). Вопросы водного режима растений. Издательство "Наука", Москва.
- Алексеев, А. М. (1950). влияние состояния воды в пистьях на процесс транспирации. ДАН, СССР, Т. XXI, № 4.
- Баранов, П.А. (1938). Культура растений в крайних для жизни условиях высокогорной пустыни Памира. Арвизация, № 4-5.
- Бейдеман, И.Н. (1956). К методике изучения водного режима растения. Бот. жур. Т. 41, вып. 2
- Бейдеман, И.Н. (1975). Основные направления в изучении водного обмена у растений в природе. Водный обмен в основных типах растительности СССР. Наука.
- Crafts, A. S., Currier, H. B. and Stocking, C. R. (1949). Water in the Phiziology of Plants, New York.
- Dässler, H. G. (1972). Zur Wirkungsweise der Schadstoffe. Der Einfluss von SO₂ auf Blattfarbstoffe. M, tt. Forstl. Bundesversuchsanstalt, Wien, H. 97, 353-366.
- Филипов, Л. А. (1959). Концентрация клеточного сока листьев как физиологический показатель состояния водного режима хлопчатника. Физиология растений. ом. 6, вып. 1, стр. 85-88.
- Генкель, П.А. (1975). Физиология растений. "Просвещение", Москва
- Gračanin, M., Grupče Lj. (1964). Veličine i hod transpiracije nekih speciesa i prirodnim uvjetima botaničke bašče na Gazi- Babi. Acta Musei Mac. 9, 5, 75-120, Skopje.
- Gračanin, M., Grupče Lj. (1970). Vodni deficit nekih vrsta botaničkog vrta na Gazi-Babi. God. zbor. PMF, kn. 22, 143-105, Skopje.
- Gračanin, M., Iljanič, Lj. (1977). Uvod u ekologiji bilja. "Školska knjiga" Zagreb.
- Гусев, Н.А. (1968). О некоторых параметрах методах изледования водного режима растений. Изд. Казахстанского Универ. Казан.
- Хаджикурбанова, Г. (1961): Интензивность транспирации и дефицит влаги у ефемеров и ефемероидов Агозападных Кызылкумов, Ызб. биолог. журн. 4.
- Hortobágyi, T., Simon, T. (1981): Növényföldrajz, társulástan шс ökológia. Tankönyvkiadó, Budapest.
- Иванов, Л. А. (1956). О методе определения транспираций на срезанны побегов. Бот. журн. Т. 4, № 1.
- Иванов, Л. А. (1956). О транспирации полезаЩитных полос в Деркулской степи. Труды, Ин-та леса АН СССР, Т. XXX.
- Jakucs, P. (1985). Ecology of an oak forest in Hungary. Akadémiai kiadó, Budapest.
- Janković, M. (1990): Fitoekologija sa osnovama fitocenologije i pregledom tipova vegetacije na zemlji. Naučna Knjiga, Beograd.
- Кїдрев, Т. (1975). Физиологична екологија на селскостопанските растения. Земиздат, София
- Kitanović, B. (1979). Planeta i civilizacija u opasnosti. Privredna štampa, Beograd.
- Kojič, M. (1968). Kompenzaciona tačka svetlosti listova različite starosti. Glasnik Botaničkog zavoda i Bašte Univerziteta u Beogradu, Tom. 3, 1-4.
- Козловский, Т.Т. (1969). Водный обмен растений. Издтательство "КОПОС", Москва, 42-84.

- Larcher, W. (1960). Transpiration and photosynthesis of detached leaves and shoots of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* during dessication under standard conditions, Bull. Res Counc. Israel, 80 p. 213-224.
- Лархер, В. (1978). Ёкология растений. Изд. "МИР", Москва.
- Максимов, Н.А. и Петин, Н.С. (1948). Определение сосуЩей силЪ листьев методом компенсации с помоЩЮ рефрактометра. Докл. АН СССР, 62, Но. 4: 537-540.
- Меловски, Љ. (1991). Динамика и минерален состав на годишниот опад и шумската простирка со почвено дишење во македонскиот екосистем на плоскач и цер во Националниот парк "Галичица". Магистерска работа, Скопје.
- Меловски, Љ. (1996). Кружење на биоелементите во македонскиот плоскачево-церов екосистем во Националниот парк "Галичица". Докторска дисертација, Скопје.
- Мулев, М. (1973). Сезонска и дневна динамика на осмотскиот притисок и концентрација на клеточниот сок кај некои растенија од низинските ливади од скопската котлина. Год. Збор. ПМФ, Кн. 25, 205-220, Скопје.
- Мулев, М. (1974). Динамика на формите води во лисните ткива, на некои фанерофитни растенија на Гази-Баба. Год. Збор. ПМФ, Кн. 26, 197-214, Скопје.
- Мулев, М. (1978). Динамика на хидратурата и јаглехидратите кај значајните видови од заедницата *Quercetum frinetto-cerris macedonicum* (Oberd. 1948) em. Н-т 1954 во Македонија. Докторска дисертација, Скопје.
- Мулев, М. (1997). Заштита на животната средина. Ворлдбук, Скопје.
- Мулев, М., Групче, Љ., Дренковски, Р. (1984). Хидратурни односи кај некои растителни видови значајни за заедницата *Quercetum frinetto-cerris macedonicum* (Oberd. 1948) em. Н-т 1959 во Националниот парк "Галичица". Год. Збор. ПМФ, биол. Кн. 37-38, 37-44, Скопје.
- Мулев, М., Групче, Љ., Меловски, Љ. и Дерлиева, Л. (1994). Содржина на минерални материи во органите на видовите *Quercus frainetto* и *Quercus cerris* во ass. *Quercetum frinetto-cerris macedonicum* Oberd. 1948 em. Н-т 1959 во Националниот парк "Галичица". Екол. Зашт. Живот. Сред., Том 2, Бр. 1, 37-46, Скопје.
- Мулев, М., Меловски, Љ. и Дерлиева, Л. (1994). Минерални материи во органската маса на автотрофната компонента во заедницата *Quercetum frinetto-cerris* на Велешки Брда. Год. Збор. Биол. Кн. 47, 91-106, Скопје.
- Поплавская, Г.Н. (1953). О дневном содржаний водве в листьях асоциациях. Бот. Журнал Т. 38, Но 3.
- Popović, R. (1971). Ekološka studija hidraturnih odnosa nekih značajnih vrsta zaednica *Quercus-Carpinetum serbicum* Rud. i *Festuco-Quercetum Petreae* M. Jank. na Fruškoj Gori. Doktorska disertacija, Beograd.
- Потапов, В. А. (1967). Углевдве и лигнинов кормовых травах Акутин. Изд. "НАУКА", Москва.
- Рейнус, Р. М. (1959). Некатире черты углеводного обмена растений высокогорного Памира. Изд. Отд. е-х и биол. наук АН Тадж. ССР, вып. 1.
- Рейнус, Р. М. (1961). Углеводны и азотны обмен растений лугов Памира. Труды Бот. ин-та АН Тадж. ССР, 18.
- Рихтер, Н. А. (1927). Исследования над холодостойкостЮ растений. I. Динамика растворимых углеводов у пшеницы и 'ржи в течение зимнего периода. Журн. опыт. агр. Аго-Востока, 4, 2.
- Rožaja, D., Jankovič, M. (1980). Zagađivanje i zaštita životne sredine. Zavod za učenike i nastavna sredstva- Kosova, Priština.
- Сабинин, А. А. (1955). Физиологические основы пигания растений. Изд. АН СССР, 3-22.
- Сисакян, Н. М. (1940). Биохемическая характеристика засухоустойчивост растений. М-П, Изд. АН СССР.

- Слейчер, Р. (1970). Водны режим растений. Изд. "МИР"- 140-212, Москва.
- Свешникова, В.М. (1963). МатериАлы по водному режиму полыней Казахстана. Геоботаника, 15, Изд. АН СССР, Москва- Ленинград.
- Шардаков, В. С. (1953): Водный режим хлопчатника и определение оптимальных сроков полива. Издательство АН СССР, Ташкент.
- Tuhtar, D. (1990). Zagađenje zraka i vode. "Svijetlost", Zavod za udžbenike i nastavna sredstva, Sarajevo.
- Туманов, И. И. (1940). Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Сельхозгиз. М. Л.
- Туманов, И.И., Кузина, Г.В., Карникова, Л. (1973). Период покоя и способность древесных растений закаливаться низким температурами. Физиол. растений, Том. 20, вып. 1., ст. 5-17.
- Walter, H. (1955). The water economy and the hydrature of plants. Annual Rev. Plant. Phisiol. No 6.
- Walter, H. (1964). Die vegetation der erde in ökophysiologischer Betrachtung. Die tropischen und subtropischen zonen, Bd. I. Veb. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Вальтер, Г. (1974). Эколого-физиологическая характеристика леса хумереной зоны. Том II, "Прогрес"