



Београд, 22-27 септембар 1996.

UDK 581.132 *Fagus sylvatica*, *Picea abies*

5th Yugoslav Ecological Congress, 22-27 September 1996, Belgrade

ANALIZA FOTOSINTETIČKE EFIKASNOSTI VRSTA *FAGUS SYLVATICA* L. I KULTURE *PICEA ABIES* KARST. NA STANIŠTU MONTANE BUKVE NA MALJENU

Miroslava MITROVIĆ, Pavle PAVLOVIĆ, Ranka POPOVIĆ, Branko KARADŽIĆ, Lola ĐURĐEVIĆ, Zorica JOVANOVIĆ, Olga KOSTIĆ

Institut za biološka istraživanja "Siniša Stanković", Beograd

Mitrović, M., Pavlović P., Popović, R., Karadžić, B., Đurđević, L., Jovanović Z., Kostić O. (1998): *Analysis of photosynthetic efficiency of species Fagus sylvatica L. and silviculture Picea abies Karst. in beech habitat on Maljen mountain.* – *Ekologija* 33(Supplementum): 179-184.

The aim of this research was examination of vitality of beech *Fagus sylvatica* L. in the mountain beech forest habitat, as well as vitality of individuals of spruce *Picea abies* Karst. in silviculture of this coniferous species, raised in a habitat of mountain beech 35 years ago. Individuals of these species have been comparatively examined, by the light gradient, from the edges of the community towards its center, with a special attention to samples of the leaves orientated towards the south and the north. By analysis of the de parameters of the induced chlorophyll fluorescence, there has been established a gradation of decrease in photosynthetic efficiency of individuals, going from the central parts of the community towards its edges, as well as a decrease in photosynthetic efficiency of individuals in the leaves orientated towards the south. In such a way, there has been established an obvious impact of changed microclimate (excessive light, high temperature and reduced humidity), particularly in the border zone between the two communities.

Key words: chlorophyll fluorescence, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, silviculture

UVOD

Veliki broj različitih istraživanja u poljskim i laboratorijskim uslovima su pokazala da je indukovana fluoroscencija hlorofila osetljiva i pouzdana metoda za brzo registrovanje i praćenje promena u aktivnosti fotosintetičkog aparata kada su biljke izložene delovanju stresnih faktora spoljašnje sredine na staništu (KRAUSE, WEISS 1991). Utvrđeno je da različiti stresni uticaji, nastali kao posledica poremećaja prirodne ravnoteže kao što su prekomerna svetlost, suša, visoke ili niske temperature, smrzavanje, utiču direktno ili indirektno, na funkcionisanje fotosistema II (OQUIST *et al.* 1988). Shodno tome, ovakav pristup istraživanju je pogodan za ispitivanja procesa fotosinteze *in vivo* i brzo detektovanje nevidljivih oštećenja listova.

Fluorescencija hlorofila se široko primenjuje u laboratorijskim ispitivanjima u tumačenju mehanizama delovanja različitih stresnih faktora na kapacitet fotosinteze. Metoda nije destruktivna i obezbeđuje informacije o inhibiciji ili oštećenjima koji se mogu javiti pri transportu elektrona fotosistema II i kvantnog prinosa fotohemijskih reakcija i osetljiva je na fotoinhibiciju. Fluorescencija hlorofila ne znači jednostavno detektovanje direktnih efekata na fotosintetički aparat već je osetljiva i na druge fiziološke efekte koji povratno deluju na fotosintezu (BOLHAR-NORDENKAMPF 1989).

MATERIJAL I METODE

Vitalnost evropske bukve *Fagus sylvatica* L. i smrče *Picea abies* Karst. je ispitivana na individuama obeju vrsta na staništu montane bukve na lokalitetu Kaona, na planini Maljen. Sastojina silvikulture smrče je zasadena pre oko 35 godina. U cilju potpunije analize fotosintetičke efikasnosti bukve na njenom prirodnom staništu i smrče sadene posle čiste seče bukve, merenja parametara indukovane fluoroscencije hlorofila su obavljena tokom vegetacijske sezone 1995. godine na stablima obe vrste iz ivičnog, proredenog i sklopljenog dela obe sastojine. Pritom su uzorci listova uzimani iz delova krošnji orjentisanih ka jugu i ka severu.

Parametri fluorescencije hlorofila (Fo, nevarijabilna fluorescencija; Fm, maksimalna fluorescencija; Fv=Fm-Fo, varijabilna fluorescencija; t1/2, polovina vremena od Fo do Fm; fotosintetička efikasnost Fv/Fm) su mereni korišćenjem portabl Plant Stress Meter (BioMonitor S.C.I. AB, Sweden), po metodi opisanoj od strane

OQUIST i WASS (1988). Hlorofil je ekscitiran 2 sa aktinskom svetlošću gustine fotona od $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Pre merenja fluorescencije hlorofila listovi su adaptirani na tamu oko 30 min u cilju oslobađanja svih od energije zavisnih veza tj. pune oksidacije primarnog akceptora (QA) elektrona fotosistema II. U ovom radu diskutovan je samo parametar fotosintetičke efikasnosti Fv/Fm.

Primena T-testa (LEGENDRE i LEGENDRE 1983) testirane su razlike u vrednostima Fv/Fm između južnih i severno orjentisanih delova krošnji stabala svake vrste, zatim južnih i severnih ekspozičija u različitim delovima sastojina svake vrste ponaosob i navedenih kombinacija po gradijentu svetlosti autohtone bukve i silvikulture smrčce. Naznačena je značajnost razlika između parametara indukovane fluorescencije hlorofila Fv/Fm listova dveju ispitivanih vrsta.

REZULTATI I DISKUSIJA

Parametar fotosintetičke efikasnosti Fv/Fm je pouzdan indikator oštećenja fotosistema II tokom delovanja izmenjenih faktora na stanišu. BJORKMAN i DEMMIG (1987) su utvrdili da postoje male varijacije u karakteristikama fluorescencije hlorofila kod vaskularnih biljaka različitih taksonomskih grupa, životnih formi i tipova staništa, i da se vrednosti Fv/Fm tipično kreću između 0.750 i 0.850. Smanjivanje tog odnosa je pokazatelj fotoinhibitornih oštećenja uzrokovanih svetlošću kada su biljke izložene delovanju različitih stresnih faktora na stanišu. Generalno, listovi listopadnog drveća imaju potencijal za veću efikasnost fotosinteze (WARING, SCHLESINGER 1985). Kod pojedinačnih stabala, razlike u zavisnosti od intenziteta svetlosti su evidentne između listova izloženih punoj dnevnoj svetlosti i listova u senci (MOONEY 1972; BERRY, DOWNTON 1982).

Fotosintetička efikasnost bukve *Fagus sylvatica* L. je tokom proleća naj-manja, raste tokom leta i lagano opada u jesen (Tab. 1). Tokom prolećnih meseci mladi listovi bukve su izloženi punoj dnevnoj svetlosti. Prekomerna svetlost u kombinaciji sa sušom može uzrokovati fotoinhibitorna oštećenja fotosistema II i time smanjenje fotosintetičke efikasnosti i zato je fotosintetička efikasnost bukve u proleće najmanja (POPOVIĆ *et al.* 1995). Sa povećanjem zasene zreli listovi su u manjoj meri izloženi stresu svetlosti. Tokom vegetacijske sezone postoji pravilnost u opadanju efikasnosti fotosinteze bukve idući od sklopljenog ka ivičnom delu sastojine, upravo kako se gradijent svetlosti menja. Pritom južno orjentisane krošnje imaju niže vrednosti Fv/Fm, što se može objasniti fotoinhibicijom fotosistema II koja se javlja tipično kada su biljke izložene prekomernoj svetlosti (POWLES *et al.* 1984). Fotoinhibicija fotosinteze može biti povezana i sa drugim stresnim faktorima npr. niskim i visokim temperaturama, smrzavanjem (BAKER *et al.* 1983; POWLES *et al.* 1983). Kod stabala u prorednom i sklopljenom delu sastojine razlike su manje i malo promenljive.

Tab. 1. Sezonska dinamika fotosintetičke efikasnosti Fv/Fm kod *Fagus sylvatica* L.
(standardna greška je u zagradi)

Tab. 1. Seasonal dynamics of photosynthetic efficiency Fv/Fm of *Fagus sylvatica* L.
(standard error is in parenthesis)

Fv/Fm (SE)	proleće	leto	jesen
Ivica-jug	0.707 (0.243)	0.711 (0.027)	0.594 (0.070)
Ivica-sever	0.775 (0.010)	0.777 (0.011)	0.685 (0.089)
Del. zasena-jug	0.784 (0.011)	0.706 (0.038)	0.745 (0.028)
Del. zasena-sever	0.741 (0.014)	0.743 (0.016)	0.796 (0.006)
Sklop-jug	0.790 (0.006)	0.767 (0.023)	0.789 (0.006)
Sklop-sever	0.765 (0.017)	0.814 (0.007)	0.710 (0.022)

Poređenjem vitalnosti južno orjentisanih delova krošnji niza stabala bukve od ivičnog ka sklopljenom delu sastojine u proleće utvrđena je statistički značajna razlika u efikasnosti fotosinteze. Signifikantna razlika se javlja u vrednosti Fv/Fm između ivičnih i stabala u sklopu ($p < 0,001$) dok je razlika između ivičnih i stabala u delimičnoj zaseni na granici značajnosti ($p = 0,059$), što potvrđuje postojeću razliku u svetlosnom gradijentu koji se održava na fotosintetičku efikasnost listova koja se povećava idući od ivice ka sklopljenom delu šume. Tokom leta se ujednačuje fotosintetička efikasnost u celoj sastojini, ali se signifikantna ($p < 0,05$) razlika javlja kod severno orjentisanih krošnji ivičnih stabala i isto orjentisanih krošnji u sklopu što ukazuje na činjenicu da su ivična stabla izložena većem intenzitetu svetlosti. U jesenjem periodu se javljaju statističke značajne razlike ($p < 0,05$) u vrednostima Fv/Fm kod jugu eksponiranih krošnji ivičnih i stabala u sklopu i razlike na granici značajnosti ($p = 0,055$) između ivičnih i stabala u prorednom delu sastojine bukve iste ekspozičije što ukazuje

na razliku u svetlosnom režimu idući od ivice sastojine ka punom sklopu. Kod severno orjentisanih krošnji bukve po istom gradijentu statistički značajne razlike se ne javljaju kao rezultat iste količine svetlosti koja im stoji na raspolaganju i uopšte umerenijih mikroklimatskih uslova u odnosu na južno eksponirane krošnje.

Evropska bukva može da se razvija pod različitim svetlosnim uslovima tj. može da se razvija na svetlosti i u senci i da se održe više godina prilagodavajući se postojećem intenzitetu svetlosti (THEBAUT *et al.* 1980). Podnosi velika variranja svetlosnog režima, u ambijentima praznih prostora (progale, proplanci, sečine) koji imaju značajnu ulogu u obnavljanju gustine šume. Bukvu karakterišu primarni listovi senke i svetlosti sa potpuno različitim osobinama od sekundarnih. Primarni listovi više liče na listove senke a sekundarni na listove svetlosti, ali naravno u svakom ciklusu karakteristike kao što su anatomska struktura listova, njihova specifična masa i maksimalni nivo fotosinteze mogu da variraju usled delovanja svetlosti (MASAROVICOVA 1984). Mala varijabilnost primarnog lišća osigurava optimalno korišćenje svetlosti u stabilnim ekološkim uslovima (gust sklop) dok velika varijabilnost sekundarnog lišća dozvoljava bolju adaptiranost u nestabilnim ekološkim uslovima (otvoren sklop) (DUPRE *et al.* 1985).

Smrča, *Picea abies* Karst., je vrsta senke, zadovoljava se sa vrlo malo svetlosti. Međutim, ova osobina zavisi od ostalih faktora staništa i specifična je u našim uslovima. Na velikim visinama, sa hladnom klimom i kratkim vegetacionim periodom, u kakvim se uslovima inače kod nas javlja, podnosi prilično svetlosti i ne izdržava konkurenciju (senku) bukve dobro kao jela (JOVANOVIĆ 1967). Traži visoku relativnu vlažnost vazduha i vlažnost zemljišta.

Tab. 2. – Sezonska dinamika fotosintetičke efikasnosti Fv & Fm kod *Picea abies* Karst. (standardna greška je u zagradi)

Tab. 2. Seasonal dynamics of photosynthetic efficiency Fv & Fm of *Picea abies* Karst. (standard error is in parenthesis)

Fv/Fm (SE)	proleće	leto	jesen
Ivica-jug	0.654 (0.015)	0.716 (0.037)	0.738 (0.007)
Ivica-sever	0.546 (0.039)	0.731 (0.026)	0.685 (0.018)
Del. zasena-jug	0.682 (0.026)	0.728 (0.028)	0.697 (0.012)
Del. zasena-sever	0.682 (0.026)	0.728 (0.028)	0.697 (0.012)
Sklop-jug	0.692 (0.011)	0.714 (0.025)	0.690 (0.030)
Sklop-sever	0.692 (0.011)	0.714 (0.025)	0.690 (0.030)

Smrča je večnozelena vrsta te smanjena efikasnost fotosinteze može biti posledica delovanja više uzroka. Iako je otporna na niske temperature zimi, može stradati od prolećnih mrazeva. Naročito je osetljiva na visoke temperature tokom leta. Na staništu montane bukve na Maljenu konstatovane su visoke vrednosti vodnog deficita listova smrče u prolećnim i letnjim mesecima što se takođe odražava na proces fotosinteze.

Kod smrče je registrovana slična sezonska dinamika fotosintetičke efikasnosti kao i kod bukve, kod svih ispitivanih stabala različitog stepena zasenjenosti. Vrednosti Fv/Fm su tokom cele sezone manje od vrednosti karakterističnih za optimalno funkcionisanje fotosintetičkog aparata i kreću se od 0,546 do 0,692 i verovatno je smanjena efikasnost fotosinteze posledica već navedenih uzroka. Četinari su izloženi kombinovanom delovanju stresa niskih temperatura i prekomerne svetlosti tokom zime. Kod večnozelenih vrsta delovanje stresnih faktora se podudaraju sa sezonskim promenama u fotosistemu II. Pošto zadržavaju listove po nekoliko godina njihov fotosintetički aparat mora preživeti nekoliko hladnih perioda, često kombinovanih sa prekomernom svetlošću i održati kapacitet do pojave toplih perioda. Zima sa interaktivnim dejstvom svetlosti i niskih temperatura rezultiraju inhibicijom fotosintetičke efikasnosti PSII (MARTIN *et al.* 1978) i značajnom fotoinhibicijom fotosinteze u prirodnim uslovima smrzavanja (OTTANDER, OQUIST 1991). Primer je hlađenje iglica belog bora na -18°C koje izaziva smanjivanje fotosintetičke efikasnosti za 57% dok normalno izlaganje niskim temperaturama (oko -30°C) nema posledica. Izloženost smrzavanju izaziva više od oštećenja. Redukuje fotosintezu kod *Picea abies* za oko 90% u periodu od nekoliko nedelja, čak i meseci (TRANQUILLINI 1979). Visoke temperature na sličan način mogu izazvati dugotrajna oštećenja (LEVITT 1972). Na primer *P. sylvestris* u Severnoj Evropi dokumentovan je zimski stres izazvan interakcijom faktora stresa svetlosti i niskih temperatura smrzavanja koji uzrokuje oštećenja fotosistema II (OQUIST, MARTIN 1986).

Što se tiče vitalnosti stabala smrče po svetlosnom gradijentu u proleće rezultati t-testa pokazuju postojanje signifikantnih razlika ($p < 0,01$) kod južno orjentisanih ivičnih i sgtabala u sklopu, i ($p < 0,05$) između ivičnih i delimično zasenjenih stabala. Kod severno orjentisanih ivičnih, delimično sklopljenih stabala u sklopu statistički značajne razlike nisu nađene. Tokom leta nema nikakvih razlika u funkcionisanju fotosintetičkog aparata stabala smrče severno orjentisanih u celoj ispitivanoj sastojini. U istom periodu se pojavljuju statističke razlike iste značajnosti kod južno orjentisanih krošnji ivičnih, zasenjenih i stabala u sklopu. U jesen, izražene

razlike ($p < 0,05$) i ($p < 0,01$) se javljaju kod stabala smrče eksponiranih jugu ivičnih i delimično zasenjenih i ivičnih i stabala u sklopu.

Komparativnom analizom stabala bukve i smrče po svetlosnom gradijentu može se konstatovati da u proleće nema razlike između južno eksponiranih delova krošnji ivičnih stabala bukve i smrče jer su izložene istom intenzitetu svetlosti. Između Fv/Fm listova severne ekspozicije obe vrste postoji statistički značajna razlika ($p < 0,001$) jer bukva još nije olistala a severno orjentisan deo krošnje smrče je izložen redukovanoj svetlosti koja karakteriše sklop. U sklopu takođe postoje statistički značajne razlike ($p < 0,001$) kod južno i severno orjentisanih krošnji iz večna vedenih razloga koji izazivaju otežano odvijanje fotosinteze kod smrče u sklopu (Tab. 3).

Tab. 3. Komparativna analiza Fv&Fm listova krošnji *Fagus sylvatica* L. i *Picea abies* Karst. po svetlosnom gradijentu u proleće 1995.

Tab. 3. Comparative analysis of Fv&Fm of leaves of *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* Karst. along light gradient in spring 1995.

	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Picea abies</i>	t-test	p
Ivica-jug	0.707	0.654	1.810	ns
Ivica-sever	0.775	0.546	5.726	***
Del. zasena-jug	0.784	0.682	3.596	**
Del. zasena-sever	0.741	0.682	1.981	ns
Sklop-jug	0.790	0.692	7.705	***
Sklop-sever	0.764	0.692	3.530	**

$p < 0,05^*$ $p < 0,01^{**}$ $p < 0,001^{***}$

Tab. 4. Komparativna analiza Fv&Fm listova krošnji *Fagus sylvatica* L. i *Picea abies* Karst. po svetlosnom gradijentu u leto 1995.

Tab. 4. Comparative analysis of Fv&Fm of leaves of *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* Karst. along light gradient in summer 1995.

	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Picea abies</i>	t-test	p
Ivica-jug	0.711	0.716	-0.115	ns
Ivica-sever	0.777	0.731	1.636	ns
Del. zasena-jug	0.706	0.728	-0.456	ns
Del. zasena-sever	0.743	0.728	0.462	ns
Sklop-jug	0.767	0.714	1.502	ns
Sklop-sever	0.814	0.714	3.784	***

$p < 0,05^*$ $p < 0,01^{**}$ $p < 0,001^{***}$

Tab. 5. Komparativna analiza Fv&Fm listova krošnji *Fagus sylvatica* L. i *Picea abies* Karst. po svetlosnom gradijentu u jesen 1995.

Tab. 5. Comparative analysis of Fv&Fm of leaves of *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* Karst. along light gradient in autumn 1995.

Jesen	<i>Fagus</i> Fv/Fm	<i>Picea</i> Fv/Fm	t-test	p
Ivica-jug	0.594	0.738	-2.021	ns
Ivica-sever	0.684	0.685	-0.007	ns
Del. zasena-jug	0.745	0.697	1.541	ns
Del. zasena-sever	0.796	0.697	7.162	***
Sklop-jug	0.789	0.90	3.267	*
Sklop-sever	0.710	0.690	0.554	0.55

$p < 0,05^*$ $p < 0,01^{**}$ $p < 0,001^{***}$

U letnjem periodu t-test ukazuje na vitalnost obeju ispitivanih vrsta, naročito bukve koja je u tom periodu sklopljena u dovoljnoj meri tako da je i efekat fotoinhibicije umanjen. Razlika se javlja samo u sklopljenom delu sastojina severno eksponiranih krošnji kao rezultat izuzetno redukovane svetlosti u silvikulturi smrče u odnosu na sastojinu bukve.

U jesen se ponovo javljaju signifikantne razlike u proređenim i sklopljenim delovima obe sastojine koje su rezultat pre svega opadanja lišća u bukvoj sastojini i njenog prosvetljavanja koji doprinosi da su neki delovi

sastojine osvetljeniji u odnosu na smrčevu u poređenju sa letnjim mesecima kada je bukva potpuno olistala i kada su svetlosni gradijenti obeju sastojina izjednačeni. Ispitivane vrste su vrste senke zato svaki poremećaj u strukturi sastojine i izloženost prekomernoj svetlosti rezultira smanjivanjem vitalnosti individua u sastojini.

ZAKLJUČCI

Na osnovu ovih istraživanja može se zaključiti da fotosintetička efikasnost pokazuje istu sezonsku dinamiku (najniža u proleće, rast tokom leta i lagano opada u jesen). Najniže vrednosti konstatovane u proleće kod ovih vrsta su rezultat različitih uzoraka koji proističu iz činjenice da se radi o lišćarskoj odnosno četinarskoj vrsti. Kod bukve je ona inicirana punim osvetljenjem mladih listova i njihovim heliofilnim modifikacijama (sastojina nije još olistala), a kod smrče niska fotosintetička efikasnost u proleće je posledica delovanja stresa niskih temperatura i isto prekomerne svetlosti tokom zime, što rezultira padom kapaciteta fotosintetičkih aktivnosti iglica u proleće.

Na osnovu analize fotosintetičke efikasnosti unutar bukove sastojine po svetlosnom gradijentu, može se zaključiti da kod južno orjentisanih krošnji bukve ona raste od ivice šume ka unutrašnjem delu sastojine u proleće, odnosno da je u mladim listovima bukve inhibirana prevelikim osvetljenjem po obodu sastojine. Tokom leta listovi bukve su adaptirani na postojeće uslove i nisu konstatovane signifikantne razlike. U jesen, u vreme listopada i proredenja bukove sastojine opet se javljaju signifikantne razlike po svetlosnom gradijentu od ivice sastojine ka sredini kao rezultat smanjivanja fotosintetičke efikasnosti prekomernim osvetljenjem i nagomilavanjem oštećenjima tokom sezone. Kod severno orjentisanih krošnji u svakom preseku nisu konstatovane razlike kao rezultat amortizacije efekta "šumskog oboda" izuzev u letnjem periodu i to samo u poređenju severno orjentisanih krošnji ivičnih stabala i punog sklopa.

Unutar smrčeve kulture kod južno orjentisanih krošnji i krošnji polusklopa i krošnji u sklopu ima signifikantnih razlika jer ovde dolazi do punog izražaja efekat "ivice šume" tokom cele sezone. Kod severno orjentisanih krošnji od ivice ka središnjem delu sastojine ni u jednom preseku nisu konstatovane značajne razlike, što je rezultat iste dostupne količine svetlosti iglicama ovih krošnji.

Na osnovu komparativne analize stabala bukve i smrče može se zaključiti da nema razlike u fotosintetičkoj efikasnosti između južno eksponiranih delova krošnji ivičnih stabala koja su izložena istom efektu "oboda šume". Razlike koje se javljaju u ostalim slučajevima, pre svega u proleće i jesen rezultat su razlika u fitosredinama koje formiraju ove vrste.

Zahvalnica – Istraživanje je finansirano od strane Ministarstva za nauku i tehnologiju Republike Srbije (ugovor broj 03E15).

LITERATURA

- BAKER, N. R., EAST, T. M., LONG, S. P. (1983): Chilling damage to photosynthesis in young *Zea mays*. – *J. of Experim. Botany* 139: 189-197.
- BERRY, J. A., DOWNTON, W. J. S. (1982): Environmental regulation of photosynthesis. – *In: R. Govindjee (Ed.): Photosynthesis, Development, Carbon Metabolism, and Plant productivity* 2: 263-343. Academic Press, New York.
- BERRY, J. A., BJORKMAN, O. (1980): Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. – *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 491-543.
- BJORKMAN, O., DEMMIG, B. (1987): Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. – *Planta* 170: 489-504.
- BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R., LONG, N. R., BAKER, G., OQUIST, G., SCHREIBER, U., LECHNER, E. G. (1989): Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. – *Funct. Ecol.* 3: 497-514.
- DEMMIG, B., BJORKMAN, O. (1987): Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. – *Planta* 171: 171-184.
- DUPRE, S., THIEBAUT, B., TEISSIER DU CROS, E. (1985): Polycyclisme, vigueur et forme chez de jeunes hetres plantes (*Fagus sylvatica* L.). – *Rev. For. Fr.* 37: 71-86.
- JOVANOVIĆ, B. (1967): Dendrologija sa osnovama fitocenologije. – Naučna knjiga, Beograd.
- KRAUSE, G. H., WEISS, E. (1991): Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. – *Annu. Rev. Plant Physiol.* 42: 313-349.

- LEGENDRE, L., LEGENDRE, P. (1983): Numerical Ecology. – Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York.
- LEVITT, J. (1972): Responses of Plants to Environmental Stresses. – Academic Press, New York.
- MASAROVICOVA, E. (1984): Photosynthetic response and adaptation of *Fagus sylvatica* L. tree to light conditions. I. Growth of leaves, shoot and tree. – *Biologia (Bratislava)* 39: 867-876.
- OQUIST, G., WASS, R. (1988): A probleme microprocessor operated instrument for measuring chlorophyll fluorescence kinetics in stress physiology. – *Physiol. Plant.* 73: 211-217.
- POPOVIĆ, R., MITROVIĆ, M., PAVLOVIĆ, P., KARADŽIĆ, B. (1995): Photosynthetic efficiency of European beech (*Fagus sylvatica* L) individuals that grow within the plantations of the Norway spruce (*Picea abies* Karst.). – *Glasnik Bot. Bašte*.
- POWLES, S. B., BERRY, J. A., BJORKMAN, O. (1983): Interaction between light and temperature on the inhibition of photosynthesis in chilling-sensitive plants. – *Plant Cell and Environment* 6: 117-123.
- POWLES, S. B. (1984): Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. – *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 14-44.
- THEIBAUT, B., COMPS, B., PLANCHERON, F. (1990): Anatomie des feuilles dans les pousses polycycliques du Hêtre europeen (*Fagus sylvatica*). – *Can. J. Bot.* 68: 2595-2606.
- TRANQUILLINI, W. (1979): Physiological ecology of the alpine timberline. – *Ecol. Stud.* 31. Springer-Verlag, New York.
- WARING, R. H., SCHLESINGER, W. S. (1985): Forest Ecosystems. – Academic Press Inc. London, New York, Tokyo.

Primljeno: 5. kongres ekologa Jugoslavije, Beograd, 22-27. septembar 1996.
Odobreno: 19. oktobra 1998.

ANALYSIS OF PHOTOSYNTHETIC EFFICIENCY OF SPECIES
FAGUS SYLVATICA L. AND SILVICULTURE *PICEA ABIES* KARST.
ON BEECH HABITAT ON MALJEN MOUNTAIN

Miroslava MITROVIĆ, Ranka POPOVIĆ, Pavle PAVLOVIĆ, Branko KARADŽIĆ,
Lola ĐURĐEVIĆ, Zorica JOVANOVIĆ, Olga KOSTIĆ

Institute for biological research "Siniša Stanković", Belgrade, Yugoslavia

Summary

Beech and spruce have similar season dynamics of photosynthetic efficiency (the lowest in spring, increasing during summer and gradually decreasing in autumn). The lowest photosynthetic efficiency of beech in spring originates in full illumination of young leaves and their heliophilous modifications, while at spruce it is a result of stress effects of the low temperatures and excessive light during the winter. Comparative analysis of photosynthetic efficiency of leaves of both species, by the light gradient, has shown some differences in the induced chlorophyll fluorescence resulting from the fact that it is a deciduous and coniferous species respectively, and that there are not significant differences between south-exposed parts of crowns of the rim-trees that are subject to the same "forest edge" effect. The differences appearing in other cases are the result of differences in phytoenvironments formed by the examined species.

Received: 5th Yugoslav Ecological Congress, Belgrade, September 22-27, 1996
Accepted: October 19, 1998