

UTICAJ SUŠE NA FIZIOLOŠKE ODGOVORE BILJAKA KUKURUZA DOBIJENIH IZ SEMENA RAZLIČITE STAROSTI

Ljiljana Prokić^{*1}, Anja Lužaić², Bojana Živanović³,
Dušica Janošević³, Violeta Anđelković³

Izvod

Suša nastaje kao posledica klimatskih promena, koja negativno utiče na rast i razvoj biljaka, a to dovodi do smanjenja prinosa. Cilj ovog rada bio je da se istraži efekat suše na fiziološke reakcije biljaka kukuruza (IP3722), koje su dobijene iz semena različite starosti (regenerisano 2012. i 2016.) i različitih prethodnih iskustava (semena koja su formirana 2012. su bila u većoj meri izložena suši nego ona iz 2016.). Suša je kod oba uzorka dovela do smanjenja sveže i suve mase nadzemnog dela biljke, što je bilo praćeno opadanjem lisne površine i stomatalne provodljivosti. Tretmanom suše su indukovani hemijski signali (ABA i pH) i hidraulički signal (vodni potencijal), koji su uticali na provodljivost stoma. Podaci su pokazali da hidraulički signal ima podjednak udeo na zatvaranje stoma u tretmanu D₂₀₁₂ i D₂₀₁₆. Takođe, ABA kao hemijski signal dovodi do zatvaranja stoma, ali ovaj efekat zavisi od toga da li ABA potiče iz korena ili lista. ABA poreklom iz lista je imala značajniji doprinos u zatvaranju stoma kod D₂₀₁₂, dok ABA poreklom iz korena i pH kod tretmana D₂₀₁₆.

Ključne reči: nadzemni deo, lisna površina, vodni potencijal, pH, ABA.

Uvod

Suša je jedna od glavnih posledica klimatskih promena, koja negativno utiče na rast i razvoj biljaka, što u krajnjoj liniji dovodi do redukcije prinosa. Rezultati istraživanja za period od 1980. do 2015. godine su pokazali da je stres suše doveo do opadanja prinosa kod kukuruza za 40% (Daryanto et al., 2016). Negativni uticaj suše na kvalitet i kvantitet prinosa se može umanjiti gajenjem otpornih genotipova, koji su dobijeni selekcijom (Popović i sar., 2014). Za dobijanje otpornih genotipova neophodno je dobro poznavanje mehanizma tolerancije, koji se mogu pratiti na morfološkom, fiziološkom, biohemijskom i molekularnom nivou, preko procesa transpiracije i fotosinteze, produkcije antioksidanata, slobodnih radikala, osmotskog prilagođavanja, hormonskih i drugih me-

taboličkih promena (Chaves et al., 2003; 2009; Anđelković et al., 2012).

Poznato je da stres suše dovodi do promene izgleda, oblika i smanjenja broja formiranih semena, a da pri tome nije bitnije promenjenja njihova kljivavost (Gallardo et al., 2001). Nedostatak vode u zemljištu kod biljaka u vegetativnoj fazi razvoja izaziva promene na morfološkom nivou, što se ogleda u smanjenju lisne površine i ubrzanom starenju i propadanju listova. Takođe, radi povećanja efikasnosti usvajanja vode intenzivira se porast korena u uslovima suše, dok se porast nadzemnog dela redukuje (Achard et al., 2006; Moles et al., 2018).

U cilju smanjenog odavanja vode biljke u suši zatvaraju stome, što negativno utiče ne samo na odvijanje procesa transpiracije već i na fotosintezu. Usled nedostatka CO₂ biljka ne može u potpunosti

Originalni naučni rad (Original Scientific Paper)

¹ Prokić Lj., Univerzitet u Beogradu-Poljoprivredni fakultet, Srbija,

² Lužaić A., Janošević D., Univerzitet u Beogradu-Biološki fakultet, Srbija

³ Živanović B., Univerzitet u Beogradu-Institut za multidisciplinarna istraživanja, Srbija

⁴ Anđelković V., Institut za kukuruz "Zemun Polje", Beograd, Srbija

*e-mail: ljprokic@agrif.bg.ac.rs

apsorbovanu energiju da iskoristi, što posledično dovodi do produkcije reaktivnih kiseoničnih vrsta i opadanja intenziteta fotosinteze (Takahashi and Murata, 2008; Misson et al., 2010).

U uslovima suše u biljnim tkivima se narušava pH ravnoteža, tako je zabeležena alkalizacija ksilemskog soka kod kukuruza, paradajza i ječma dok kod hortenzije opada pH (Wilkinson and Davies, 2002; Alvarez et al., 2008). Dobro je poznato da nedostatak vode u zemljištu inicira sintezu ABA u vrhu korena, koja se do listova transportuje ksilemskim sokom na osnovu uspostavljenog pH gradijenta. ABA dospeva do stominih ćelija, gde se vezuje za receptore i tako inhibira otvaranje ili aktivira zatvaranje stoma u uslovima suše (Wilkinson and Davies, 2002; Chaves et al., 2003).

Pri delovanju stresa suše u biljnim tkivima opada sadržaj vode, koji nastaje zbog smanjenog usvajanja i/ili povećanog odavanja vode. Tako kod biljaka dolazi do narušavanja vodnog potencijala, pri čemu njegove negativnije vrednosti ukazuju na prisustvo većeg stepena stresa suše, koji kod ćelija zatvaračica dovodi do opadanja turgora i zatvaranja stoma (Chaves et al., 2009; Riboldi et al., 2016; Moles et al., 2018).

U ovom radu za istraživanje su odabrane biljke kukuruza, koje su dobijene iz semena populacije IP3722, različite starosti (poreklom iz 2012. i 2016. godine). Na osnovu meteoroloških podataka (<http://www.meteorologos.rs>) utvrđeno je da su semena u periodu formiranja tokom 2012. godine bila izložena većem stepenu stresa suše, nego ona iz 2016. Zbog toga je kod biljaka dobijenih iz semena 2012. i 2016. ispitivan uticaj suše na fiziološke procese.

Materijal i metode

Semena kukuruza starosti tri i sedam godina (iz 2012. i 2016.) populacije IP3722 dobijena su iz banke gena Instituta za kukuruz (Zemun Polje), gde su uzorci čuvani u hladnoj komori, na temperaturi od 4°C i relativnoj vlažnosti od 40-45%. Semena su zasejana u saksije sa supstratom, a zalivanje je obavljano svakodnevno tako da je saržaj vode u supstratu (SWC) iznosio 37 zapreminskih % (ili 70% poljskog vodnog kapaciteta). Biljke su gajene u komori na temperturi od 26/17°C (dan/noć), RH=50±2%

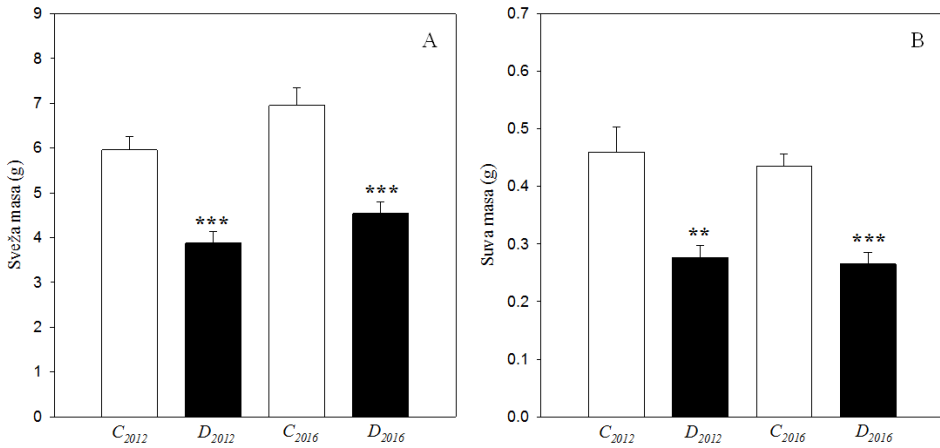
i intezitetu svetlosti od 250 μ mol m⁻²s⁻¹. Kada su biljke dostigle fazu dva potpuno formirana lista, podeljene su u dva tretmana (po 40 biljaka), i to C - kontrola (SWC=37±3%) i D - suša (nastala prekidanjem zalivanja, SWC=5±2 %).

Sadržaj vode u supstratu je određen primenom Theta-probe. Sveža (FW) i suva masa (DW) nadzemnog dela biljaka izmerena je na tehničkoj vagi. Površina listova je određena primenom aparata za automatsko određivanje površine. Sva morfološka i biohemijska merenja su obavljena kod biljaka, nakon 11 dana po primeni stresa suše na četvrtom potpuno razvijenom listu. Provodljivost stoma (Gs) je određena primenom porometra, ukupni vodni potencijal (Ψ) meren je primenom komore pod pritiskom gasa azota (Scholander et al., 1965). Ksilemski sok poreklom iz listova je sakupljen primenom komore pod pritiskom gasa azota, nakon čega je nanošen na pH trake.

Uzorci korena i listova su homogenizovi u tečnom azotu, ovako usitnjeni biljni materijal je korišćen za određivanje sadržaja ABA, primenom enzimskog imunološkog testa ELISA (Asch, 2000) uz dodatak primarnog antitela MAC 525 (Quarrie et al., 1988).

Rezultati i diskusija

Kod biljaka dobijenih iz semena starosti sedam godina (D₂₀₁₂) i tri godine (D₂₀₁₆), suša je dovela do redukcije nadzemnog dela biljke u iznosu od 35 i 36 %, dok je lisna površina redukovana za 44% i za 43% (Graf. 1A i 2A). Brojna istraživanja na različitim biljnim vrstama, su ukazala da suša dovodi do inhibicije rasta nadzemnog dela biljke (Achard et al., 2006; Prokic and Stikic, 2011), kod kukuruza dolazi do smanjenja visine, dijametara stabla i površine listova (Khan et al., 2001; Zhang et al., 2006). Takođe je pokazano da smanjenje lisne površine predstavlja adaptivni odgovor na stres suše kod biljaka kukuruza, koje su dobijene iz semena različite starosti i porekla (Aslam et al., 2015). Primena suše je dovela do redukcije suve mase kod biljaka iz tretmana D₂₀₁₂ i D₂₀₁₆, za 37% i za 40% (Graf. 1.B). Rezultati dobijeni na klijancima 13 različitih vrsta kukuruza su pokazali da suša dovodi do opadanja suve mase od 12 do 60% (Grzesiak et al., 2013).

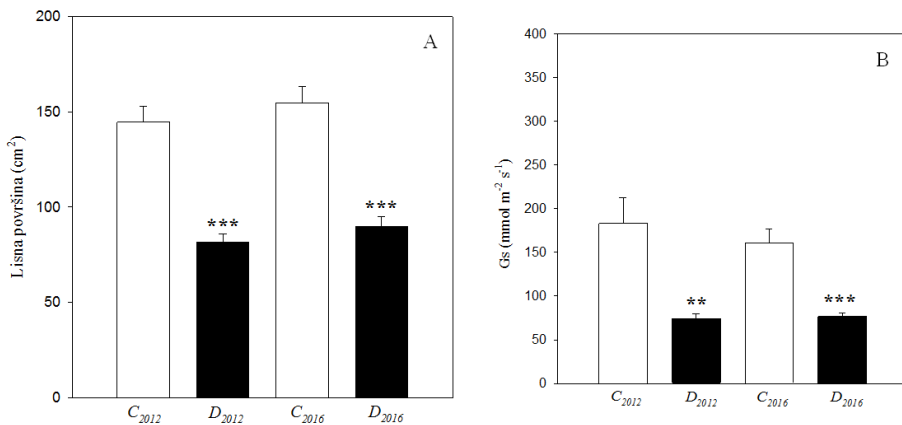


Grafikon 1. Sveža (A) i suva (B) masa nadzemnog dela u kontrolnim (C₂₀₁₂, C₂₀₁₆) i uslovima suše (D₂₀₁₂, D₂₀₁₆), kod biljaka koje su dobijene iz semena različite starosti (2012. i 2016.). Stubići predstavljaju srednju vrednost \pm SE od 15 uzoraka, nivo značajnosti je određen nezavisnim Studentovim t testom (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

Figure 1. Shoot fresh (A) and dry weight (B) under control (C₂₀₁₂, C₂₀₁₆) and drought (D₂₀₁₂, D₂₀₁₆) conditions, for maize plants obtained from seeds of different ages (2012. and 2016.). Points are means \pm SE of 15 samples and significant differences as determined by Student's unpaired t test (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

Transpiracija, kao regulisani proces, zavisi od otvorenosti, odnosno zatvorenosti stoma. U uslovima suše je ostvarena redukcija otvorenosti stoma za 60% kod biljaka D₂₀₁₂, i 53% kod D₂₀₁₆ (Graf. 2B). Literaturni podaci pokazuju da kod kukuruza intezitet transpiracije značajno opada

u uslovima suše (Benešová et al., 2012). Takođe je ispitivan uticaj vodnog deficita na kukuruz, pri čemu je došlo do opadanja stomaterne provodljivosti za 45% kod genotipa koji je tolerantan na sušu, i opadanja za 61% kod intolerantnog genotipa (Mangani et al., 2018)

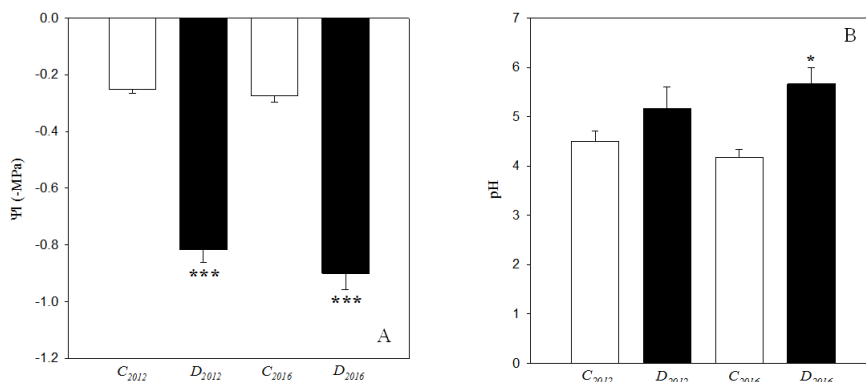


Grafikon 2. Lisna površina (A) i provodljivost stoma Gs (B) u kontrolnim (C₂₀₁₂, C₂₀₁₆) i uslovima suše (D₂₀₁₂, D₂₀₁₆), kod biljaka koje su dobijene iz semena različite starosti (2012. i 2016.). Stubići predstavljaju srednju vrednost \pm SE od 15 uzoraka, nivo značajnosti je određen nezavisnim Studentovim t testom (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

Figure 2. Leaf area (A) and stomatal conductance Gs (B) under control (C₂₀₁₂, C₂₀₁₆) and drought (D₂₀₁₂, D₂₀₁₆) conditions, for maize plants obtained from seeds of different ages (2012. and 2016.). Points are means \pm SE of 15 samples and significant differences as determined by Student's unpaired t test (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

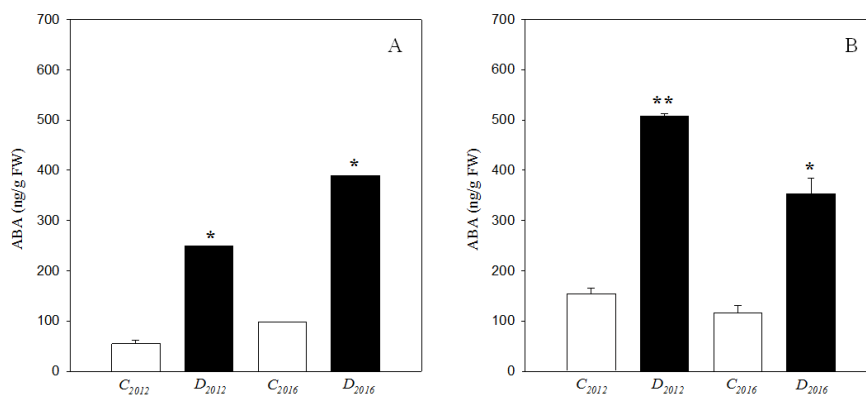
Vrednosti ukupnog vodnog potencijala kod kontrolnih biljaka su slične i one su kod obe populacije pri delovanju suše opale tri puta (Graf. 3A). U suši opada vrednost vodnog potencijala, što dovodi do inhibicije porasta nadzemnog dela biljke (Achard et al., 2006; Zgallai et al., 2006), opadanja turgora i zatvaranja stoma

(Chaves et al., 2009; Moles et al., 2018) i smanjenja intenziteta fotosinteze (Riboldi et al., 2016). Ukupni vodni potencijal se posmatra kao hidraulički signal koji utiče na zatvaranje stoma. Tako, se može pretpostaviti da je u suši udeo hidrauličkog signala u zatvaranju stoma isti kod oba uzorka kukuruza (D_{2012} i D_{2016}).



Grafikon 3. Ukupni potencijal vode listova (A) i pH ksilemskog soka (B) u kontrolnim (C_{2012} , C_{2016}) i uslovima suše (D_{2012} , D_{2016}), kod biljaka koje su dobijene iz semena različite starosti (2012. i 2016.). Stubići predstavljaju srednju vrednost \pm SE pet uzoraka, nivo značajnosti je određen nezavisnim Studentovim t testom (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Figure 3. Leaf water potential (A) and xylem sap pH (B) under control (C_{2012} , C_{2016}) and drought (D_{2012} , D_{2016}) conditions, for maize plants obtained from seeds of different ages (2012. and 2016.). Points are means \pm SE of five samples and significant differences as determined by Student's unpaired t test (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).



Grafikon 4. Sadržaj ABA u korenu (A) i listu (B) u kontrolnim (C_{2012} , C_{2016}) i uslovima suše (D_{2012} , D_{2016}), kod biljaka koje su dobijene iz semena različite starosti (2012. i 2016.). Stubići predstavljaju srednju vrednost \pm SE četiri uzorka, nivo značajnosti je određen nezavisnim Studentovim t testom (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Figure 4. Root (A) and leaf (B) ABA content under control (C_{2012} , C_{2016}) and drought (D_{2012} , D_{2016}) conditions, for maize plants obtained from seeds of different ages (2012. and 2016.). Points are means \pm SE of four samples and significant differences as determined by Student's unpaired t test (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Sadržaj ABA u korenu pri delovanju suše kod biljaka D_{2012} je povećan gotovo pet puta u odnosu na kontrolne biljke, dok je taj porast kod biljaka D_{2016} iznosio 3,5 puta. Takođe, koncentracija ABA u korenu kod kontrolnih biljaka C_{2012} je skoro dva puta manja od svog analoga C_{2016} (Graf. 4A). U listovima je sadržaj ABA povećan u suši kod obe populacije kukuruza, kod biljaka D_{2012} za 3,5 puta i kod D_{2016} za 2,9 puta (Graf. 4B). Različita istraživanja pokazala su da se ABA akumulira u korenu u uslovima suše i ona se dalje transportuje do listova, gde utiče na zatvaranje stoma (Zhang and Davies, 1989; 1990; Saradadevi et al., 2014). Takođe je dobijeno da nedostatak vode u zemljištu dovodi do akumulacije ABA u listovima i do zatvaranja stoma (Dodd, 2007).

U eksperimentu sa tretmanom suše je došlo do povećanja pH vrednosti ksilemskog soka kod listova D_{2016} , u odnosu na kontrolne biljke (Graf. 3.B). Dobijeni rezultati su u skladu sa prethodnim istraživanjima u kojima je pokazano da vodni deficit dovodi do alkalizacije ksilemskog soka (Felle et al., 2005; Jia and Davies., 2007; Alvarez et al., 2008). Uspostavljanje pH gradijenta je od velikog značaja za distribuciju ABA u biljnom tkivu (Hartung i Radin, 1989). Isto tako, u zavisnosti od biljne vrste postoji specifična modifikacija u odgovoru stoma na ABA, koja nastaje pri delovanju različitog pH (Prokić et al., 2006).

Zaključak

Poznato je da proces zatvaranja stoma nastaje kao rezultat zbirnog delovanja hidrauličkih i hemijskih signala. U tretmanu suše je pokazano da je doprinos hidrauličkog signala u zatvaranju stoma podjednak kod oba uzorka kukuruza. Kod biljaka koje su odgajene iz semena starosti sedam godina (2012.) proces zatvaranja stoma pretežno se odvijao pri delovanju ABA koja vodi poreklo iz lista. Sa druge strane, kod biljaka koje su poreklom iz semena starosti tri godine (2016.) zatvaranje stoma je najvećim delom nastalo pod uticajem ABA, koja se najverovatnije uspostavljanjem pH gradijenta redistribuirala iz korena. Semena koja su dobijena u 2012. godini bila su izložena delovanju stresa

suše, za razliku od semena iz 2016. godine. S tim u vezi, može se pretpostaviti da su nepovoljni uslovi prilikom formiranja semena uticali na modifikaciju fiziološkog odgovora kod kukuruza u uslovima suše.

Zahvalnica

Ovaj rad je finansiran od strane Ministarstva prosvete nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije, kroz projekte III 43010 i TR31005.

Literatura

- Achard P, Cheng H, Grauwe L, Decat J, Schotteten H, Moritz T, Van Der Straeten D, Peng JR, Harberd NP (2006): Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science*, 311: 91-94.
- Alvarez S, Marsh EL, Schroeder SG, Schachtman DP (2008): Metabolomic and proteomic changes in the xylem sap of maize under drought. *Cell and Environment*, 31: 325-340.
- Anđelković V, Ignjatović-Mićić D, Vančetović J, Babić M. (2012): Integrated approach to improve drought tolerance in maize. *Selekcija i semenarstvo*, 18(2): 1-18.
- Asch F (2000): Laboratory Manual on Determination of Abscisic Acid by indirect Enzyme Linked Immuno Sorbent Assay (ELISA). Technical Series 1-2000, The Royal Veterinary and Agricultural University: 1-21.
- Aslam M, Maqbool AM, Cengiz R (2015): Drought Stress in Maize (*Zea mays* L.): Effects, Resistance Mechanism, Global Achievements and Biological Strategies for Improvement. Cham : Springer International Publishing, AG Switzerland.
- Benešová M, Holá D, Fischer L, Jedelský PL, Hnilička F, Wilhelmová N, Rothová O, Kočová M, Procházková D, Honnerová J, Fridrichová L, Hnilíčková H (2012): The Physiology and Proteomics of Drought Tolerance in Maize: Early Stomatal Closure as a Cause of Lower Tolerance to Short-Term Dehydration? *PloS One*, 7(6): e38017.

- Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2009): Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103: 551-560.
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003): Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30: 239-264.
- Daryanto S, Wang L, Jacinthe PA (2016): Global synthesis of drought effects on maize and wheat production. *PLoS ONE*, 11(5): e0156362.
- Dodd I C (2007): Soil moisture heterogeneity during deficit irrigation alters root-to-shoot signalling of abscisic acid. *Functional Plant Biology*, 34: 439-448.
- Felle HH, Herrmann A, Hucklhoven R, Kogel K-H (2005): Root to shoot signalling: apoplastic alkalization, a general stress response and defence factor in barley (*Hordeum vulgare*). *Protoplasma*, 227: 17-24.
- Gallardo K, Claudette J, Groot SPC, Puype M, Demol H, Vandekerckhove J, Job D (2001): Proteomic analysis of Arabidopsis seed germination and priming. *Plant Physiology*, 126: 835 - 848.
- Grzeziak TM, Waligórski P, Janowiak F, Marcińska I, Hura K, Szczyrek P, Głab T (2013): The relations between drought susceptibility index based on grain yield (DSIGY) and key physiological seedling traits in maize and triticale genotypes. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(2): 549-565.
- Hartung W, Radin JW (1989): Abscisic acid in the mesophyll apoplast and in the root xylem sap of water-stressed plants: the significance of pH gradients. *Current Topics Plant Biochemistry and Physiology*, 8: 110-124.
- Jia WS and Davies WJ (2007): Modification of leaf apoplastic pH in relation to stomatal sensitivity to root-sourced ABA signals. *Plant Physiology*, 143: 68-77.
- Khan MB, Hussain N, Iqbal M (2001): Effect of water stress on growth and yield components of maize variety YHS 202. *Journal Research (Sci)*, 12: 15-18.
- Mangani R, Tesfamariam HE, Bellocchi G, Haussen A (2018): Growth, Development, Leaf Gaseous Exchange and Grain Yield Response of Maize Cultivars to Drought and Flooding Stress. *Sustainability*, 10: 3492.
- Misson L, Limousin JM, Rodriguez R, Letts MG (2010): Leaf physiological responses to extreme droughts in Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Plant Cell Environment*, 33: 1898-1910.
- Moles TM, Mariotti L, De Pedro LF, Guglielminetti L, Picciarelli P, Scartazza A (2018): Drought induced changes of leaf-to-root relationships in two tomato genotypes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 128: 24-31.
- Popović Aleksandar, Vojka Babić, Natalija Kravić, Mile Sečanski, Slaven Prodanović (2014): Mogući pravci oplemenjivanja i poljoprivredne mere u cilju prilagodjavanja biljaka na klimatske promene u Srbiji. *Selekcija i semenarstvo*, 20 (2): 51-72.
- Prokic Lj, Stikic R (2011): Effects of different drought treatments on root and shoot development of the tomato wild-type and flacca mutant. *Archives of Biological Sciences*, 65(2): 611-620.
- Prokic Lj, Jovanovic Z, McAinsh RM, Vucinic Z, Stikic R (2006): Species-dependent changes in stomatal sensitivity to abscisic acid mediated by external pH. *Journal of Experimental Botany*, 57: 675-683.
- Quarrie SA, Whitford PN, Appleford N E J, Wang TL, Cook SK, Henson IE, Loveys BR (1988): A monoclonal antibody to (S)-abscisic acid: its characterization and use in a radioimmunoassay for measuring abscisic acid in crude extracts of cereal and lupin leaves. *Planta*, 173: 330-339.
- Riboldi BL, Oliveira FR, Angelocci R L (2016): Leaf turgor pressure in maize plants under water stress. *Australian Journal of Crop Science*, 10(6): 878-886.
- Saradadevi R, Bramley H, Siddique KHM, Edwards E, Palta JA (2014): Contrasting stomatal regulation and leaf ABA concentrations in wheat genotypes when split root systems were exposed to terminal drought. *Field Crops Research*, 162: 77-86.
- Scholander PF, Bradstreet ED, Hemmingsen EA, Hammel HT (1965): Sap pressure in

- vascular plants: negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148: 339-346.
- Takahashi S, Murata N (2008): How do environmental stresses accelerate photo inhibition? *Trends in Plants Science*, 13(4): 178-82.
- Wilkinson S, Davies WJ (2002): ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell & Environment*, 25(2):195-210
- Zgallai H, Steppe K, Lemeur R (2006): Effects of Different Levels of Water Stress on Leaf Water Potential, Stomatal Resistance, Protein and Chlorophyll Content and Certain Antioxidative Enzymes in Tomato Plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 48(6): 679-685.
- Zhang J and Davies WJ (1990): Does ABA in the xylem control the rate of leaf growth in the soil-dried maize and sunflower plants? *Journal of Experimental Botany*, 41: 1125-1132.
- Zhang J and Davies WJ (1989): Sequential response of whole plant water relations towards prolonged soil drying and the mediation by xylem sap ABA concentration in the regulation of stomatal behavior of sunflower plants. *New Phytologist*, 113: 167-174.
- Zhang J, Jia W, Yang J, Ismail AM (2006): Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Research*, 97: 111 – 119.

THE EFFECT OF DROUGHT STRESS ON PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF MAIZE PLANTS ORIGINATING FROM SEEDS OF DIFFERENT AGES

Ljiljana Prokić, Anja Lužaić, Bojana Živanović,
Dušica Janošević, Violeta Anđelković

Summary

Drought is one of the main consequences of climate change that negatively affects plant growth and development, which in turn leads to a reduction in yield. The objective of this study was to investigate the effects of the physiological responses to the drought stress of maize plants (population IP3722), obtained from seeds of different ages (originating from 2012. and 2016) and different previous experience (the seeds formed in 2012. were more exposed to drought than in 2016.). Two populations responded to drought treatment by a significant decrease of shoot fresh and dry weight, this was followed with decrease leaf area and transpiration rate. Drought treatments enabled induction and differentiation of chemical signals of drought (abscisic acid-ABA and xylem pH) and hydraulic signals (leaf water potential), and monitoring of their activity on stomatal conductance. The data showed that hydraulic signals have the same impact on stomatal reactions in the D_{2012} and D_{2016} treatments. They also indicated that the chemical signal of ABA works toward stomatal closure, but that the effect depends on whether it originates from the leaf or the root. Leaf-originating ABA had more effect on the closure of D_{2012} stomata, while root-originating ABA and pH was more active in the D_{2016}

Key words: shoot, leaf area, water potential, pH, ABA

Primljen: 4.11.2019.
Prihvaćen: 9.12.2019.