

UNIVERZITET U BEOGRADU
POLJOPRIVREDNI FAKULTET, BEOGRAD

mr Ilinka M. Pećinar

**MORFO-ANATOMSKA I CITOLOŠKA
ANALIZA PLODA PARADAJZA TOKOM
RAZVOJA U USLOVIMA SUŠE**

Doktorska disertacija

Beograd, 2014.

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF AGRICULTURE

mr Ilinka M. Pećinar

**MORPHO-ANATOMICAL AND
CYTOLOGICAL ANALYSIS OF TOMATO
FRUIT DURING DEVELOPMENT
EXPOSED TO DROUGHT**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2014.

Mentor:

dr Radmila Stikić, redovni profesor

Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Beogradu

Komentor:

dr Dragana Rančić, docent

Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Beograd

Članovi komisije:

dr Sofija Pekić Quarrie, redovni profesor

Državni Univerzitet u Novom Pazaru

dr Sonja Duletić-Laušević, vanredni profesor

Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu

dr Dubravka Savić, vanredni profesor

Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Beograd

Datum odbrane doktorske disertacije

Datum promocije

Ova disertacija je urađena na Katedri za agrobotaniku i Katedri za agrohemiju i fiziologiju biljaka, Poljoprivrednog fakulteta Univerziteta u Beogradu, kao i u Institutima INRA u Avinjonu i Bordou. Zahvaljujem se svim članovima ovih ustanova na podršci i pomoći koju su mi pružili u toku izrade ove disertacije.

Naročitu zahvalnost dugujem prof. dr Radmili Stikić i prof. dr Sofiji Pečić Quarrie, mentorima u svakom smislu te reči. Posebno im se zahvaljujem na ukazanom poverenju da mi, u okviru projekata CROPWAT, AREA i dve bilateralne saradnje Srbije i Francuske kojima su rukovodile, omoguće da usvojim metode i znanja koja su doprinela završetku ove disertacije. Veliku zahvalnost dugujem dr Dragani Rančić, docentu, na bezgraničnoj pomoći u svakom trenutku izrade ove disertacije.

Ovom prilikom takođe želim da se zahvalim dr Nadji Bertin (Nadia Bertin) i kolegama iz Instituta INRA, Avinjon (P.S.H., Planntes et Systemes de Cultures Horticoles, INRA-Institut National de la Recherche Agronomique, Avignon, France), kao i dr Katrini Šenikli (Catherine Cheniclet) iz INRA Instituta, Bordo (Biologie du Fruit et Pathologie, INRA, Bordeaux, Francuska) koje su me je uputile u nove citološke metode. Hvala dr Haralambii Boleti (Haralamia Boleti) iz Paster Instituta (Hellenic Pasteur Institute, Athens, Greece) na ukazanom poverenju i otkrivanju novih mogućnosti u Imidž analizi (Image analysis).

Hvala na podršci i pomoći svim kolegama sa Katedre za agrobotaniku i Katedre za agrohemiju i fiziologiju biljaka, a naročito prof dr Zori Dajić Stevanović na pruženoj podršci i savetima, dipl. biol. Maji Terzić i ing. Slaviši Đorđeviću na nesebičnoj pomoći u toku samog izvođenja oglada, dipl. biol. Radenku Radoševiću na pomoći prilikom izrade anatomskih preparata i radu u Mikroskopskoj i Histološkoj laboratoriji, Milošu Petroviću na pomoći oko statističke obrade podataka.

Želim da se zahvalim i mojoj porodici i drugim dragim osobama koje su bile u različitim fazama izrade ove disertacije uz mene. Posebno hvala mojim roditeljima i bratu na bezgraničnoj podršci, nani i deku, koji bi danas bili najponosniji na njihovu unuku.

Morfo-anatomska i citološka analiza ploda paradajza tokom razvoja u uslovima suše

Rezime

Cilj ovog istraživanja je bio da se detaljno prouče morfo-anatomski i citološki parametri građe perikarpa ploda paradajza koji se nalaze u osnovi reakcije biljaka na optimalne uslove vodnog režima i na tretmane redukovano navodnjavanja (tj. efekata PRD i DI tretmana). Za istraživanja su korišćena dva genotipa paradajza (*Lycopersicon esculentum* Mill.): divlji tip Ailsa Craig (WT) i njegov mutant *flacca*, koji ima smanjenu sposobnost sinteze biljnog hormona abscisinske kiseline (ABA). Biljke su gajene u kontrolisanim uslovima u tri različita vodna režima supstrata za gajenje: kontrolne biljke su optimalno zalivane (FI), biljke izložene DI tretmanu su zalivane sa oko 60% manjom količinom vode ravnomerno raspoređenom na ceo korenov sistem, dok su biljke izložene PRD tretmanu zalivane sa oko 30% manjom količinom vode od FI tretmana, s tim što je celokupna količina vode dodavana samo u jednu polovinu korenovog sistema, a zamena strana je vršena kada sadržaj vode u nezalivanoj strani padne ispod 15-18%. Ispitivanja su obuhvatila utvrđivanje razlika između genotipova kao i uticaj tretmana zalivanja na osnovne morfološke parametre ploda i anatomske karakteristike perikarpa plodova tokom razvoja. Citološke karakteristike perikarpa su proučavane primenom dve metode: razdvajanjem ćelija primenom rastvora pektinaze i analizom poprečnih preseka, sa posebnim akcentom na karakterizaciju slojeva ćelija perikarpa i njihov razvoj počev od trećeg dana nakon potpunog otvaranja cveta do faze zrelog ploda.

Rezultati su pokazali da je kod divljeg tipa PRD tretmanom moguće uštedeti vodu za zalivanje bez redukcije prečnika i sveže mase ploda, mase perikarpa i veličine ćelija, dok je sa druge strane primenjena manja količina voda za zalivanje u DI tretmanu rezultovala značajno manjim plodovima zbog redukcije mase placente sa semenima i perikarpa, kao i zbog značajnog smanjenja veličine i broja ćelija perikarpa. Uticaj PRD i DI na razvoj perikarpa kod divljeg tipa se ogleda u značajnoj redukciji veličine ćelija spoljašnjeg dela mezokarpa, građenom od ćelija koje su nastale od spoljašnjeg subepidermalnog sloja E2 i slojeva E3, E4, I3. Pozitivan efekat PRD tretmana na rast ploda se ogleda u stimulaciji rasta ili povećanju veličine ćelija pojedinih slojeva koji

nastaju od donjeg subepidermalnog sloja, pa je masa perikarpa ploda ista kao i u FI tretmanu, kao i u povećanju procenta suve mase u plodu rezultujući time da plodovi divljeg tipa u PRD tretmanu imaju istu svežu masu i prečnik kao i u FI tretmanu kod divljeg tipa.

Sveža masa ploda genotipa *flacca* u FI tretmanu je manja u odnosu na divlji tip, zbog manjeg broja i manje veličine ćelija perikarpa, što ukazuje na direktni ili indirektni uticaj ABA na procese deobe i rasta ćelija ploda. PRD tretman kod *flacca* nije uticao na veličinu ploda i procenat suve mase ploda, masu perikarpa i masu placentne sa semenima, ali je perikarp kod *flacca* u PRD tanji u odnosu na FI, što je posledica manjeg broja i manje veličine ćelija perikarpa. Efekat PRD tretmana na plodove *flacca*, u poređenju sa optimalnim zalivanjem, ogleda se u formiranju manjeg broja slojeva perikarpa tokom faze deobe ćelija, ali se novi slojevi perikarpa formiraju kasnije u kasnoj fazi rasta ploda, bez značajnih razlika u poređenju sa FI. Manja veličina *flacca* plodova u DI tretmanu rezultat je manje debljine perikarpa zbog manje veličine ćelija, ali ne i manjeg broja ćelija perikarpa.

Ključne reči: paradajz, *flacca*, ABA, perikarp, regulisani deficit zalivanja (DI), delimično sušenje zone korena (PRD), morfologija, anatomija, citološka istraživanja

Naučna oblast: Biotehničke nauke

Uža naučna oblast: Poljoprivredna botanika

UDK broj: 635.64:635.076:551.577.62 (043.3)

Morpho-anatomical and cytological analysis of tomato fruit during development exposed to drought

Abstract

The aim of this study was to study the morpho-anatomical and cytological parameters of tomato fruit pericarp structure that underlie in plant responses to optimal water regime and deficit irrigation conditions (i.e., the effects of PRD and DI treatments). For this research we used two tomato genotypes (*Lycopersicon esculentum* Mill.): Wild-type Ailsa Craig (WT) and its mutant *flacca*, with reduced ability of synthesis of the plant hormone abscisic acid (ABA). Plants were grown under controlled conditions in three different plant growth substrate water regimes: control plants were optimally irrigated (FI), plants exposed to DI treatment were watered with plenty of water about 60% less evenly distributed over the entire root system, whereas in plants exposed to PRD irrigated with about 30% less water than FI treatment, provided that the total quantity of water added in only one half of the root system, irrigation wet and dry side was shifted when volumetric soil water content had decreased in dry side to 15-18%. The study included the determination of the differences between genotype and irrigation treatment effect on the main morphological parameters of the fruit, and anatomical characteristics of pericarp during development. Cytological traits of pericarp were studied using two methods: separation of cells in pectinase solution and analysis of pericarp cells on cross sections, with special emphasis on the characterization of the pericarp cell layers and their development, starting from the third day after the full flowering stage (daa) to the mature fruit stage.

The results showed that in wild-type PRD treatment can save the water for irrigation without reducing the fruit diameter and fresh fruit weight, pericarp weight, and pericarp cell size, while on the other side DI treatment with a smaller amount of water for irrigation resulted in significantly smaller fruits as result of reduction in mass of placenta and pericarp tissue, as well as a significant reduction in the pericarp cell size and number. The effect of PRD and DI on the development of the pericarp in the wild type was expressed in a significant reduction in the size of the cells of the outer part of the mesocarp, built of cells that have formed from the outside subepidermal layers and layers E2 E3, E4, I3. The positive effect of PRD treatments on fruit growth is expressed

in the stimulation of growth or in increase of the cell size in the layers that arise from the lower subepidermal layer, and the pericarp mass was same as in the FI treatment, as well as an increase in percentages of dry matter in the fruit resulted in same fruit fresh weight and diameter for both, PRD and FI treated wild type plants.

Fresh fruit weight in genotype *flacca* under FI treatment was lower than in the wild type, due to lower number and smaller pericarp cells, suggesting on direct or indirect effect of ABA on the processes of cell division and cell growth of the fruit. In PRD (70% of FI) *flacca* we did not observed reduction in fruit size, percentage of the fruit dry weight, pericarp and placenta mass of tissue, but the pericarp in the PRD *flacca* was thinner than the FI, as a result of a lower number of cells and smaller pericarp cell size. Effect of PRD treatments on *flacca* fruit, compared with optimal irrigation, reflected the formation of a less number of pericarp layers during the stages of cell division, but the newly formed pericarp cell layers were formed later, in the late stage of fruit growth, without significant differences comparing to FI. Smaller fruits size in *flacca* under DI treatment resulted from thinner pericarp due to the smaller cells size, but not lower number of pericarp cells.

Key words: tomato, *flacca*, ABA, pericarp, regulated irrigation deficit (DI), partial root-zone drying (PRD), morphology, anatomy, cytological studies

Scientific field: Biotechnical sciences

Specific scientific field: Agricultural Botany

UDC number: 635.64:635.076:551.577.62 (043.3)

SKRAĆENICE:

FI (eng. full irrigation) - optimalno zalivane biljke

PRD (eng. partial root-zone drying) - delimično sušenje zone korena

DI (eng. deficit irrigation) - deficit zalivanja

WT - divlji tip

ABA (eng. abscisic acid) - abscisinska kiselina

daa (eng. days after anthesis) - starost ploda u danima računata od faze potpuno otvorenog cveta

SADRŽAJ

1. UVOD.....	1
2. PREGLED LITERATURE	6
2.1. Poreklo i značaj paradajza.....	6
2.2. Morfo-anatomske karakteristike vegetativnih i generativnih organa paradajza.....	7
2.2.1. Morfologija vegetativnih organa paradajza.....	7
2.2.2. Morfologija generativnih organa paradajza	8
2.3. Razvoj i anatomska građa ploda paradajza	10
2.3.1. Faze u razvoju ploda	10
2.3.2. Anatomija ploda paradajza.....	15
2.3.3. Razvoj perikarpa	18
2.3.4. Morfo-fiziološki procesi i hormonska kontrola.....	20
2.3.5. Savremeni anatomske koncept praćenja dinamike razvoja plodova.....	24
2.4. Efekti suše i adaptivni mehanizmi biljaka	26
2.4.1. Suša i paradajz	28
2.5. Primena metoda redukovano navodnjavanja kod paradajza	29
3. NAUČNI CILJ ISTRAŽIVANJA.....	31
4. MATERIJAL I METODE.....	32
4.1. Biljni materijal	32
4.2. Uslovi gajenja, tretmani zalivanja.....	32
4.3. Merenje sadržaja vode u zemljištu	34
4.4. Morfološka analiza ploda paradajza.....	34
4.5. Anatomska istraživanja perikarpa paradajza	35
4.5.1. Parafinska metoda	35
4.6. Citološka istraživanja.....	37
4.7. Statistička analiza rezultata	38
5. REZULTATI	40
5.1. Sadržaj vode u supstratu.....	40
5.2. Morfološka analiza i razvoj ploda paradajza.....	42
5.2.1. Prečnik ploda.....	42
5.2.2. Brzina rasta ploda.....	44

5.2.3.	Sveža masa ploda i brzina rasta ploda	45
5.2.4.	Suva masa ploda i učešće u ukupnoj masi plodova.....	48
5.2.5.	Masa perikarpa i odnos mase perikarpa i mase plodova	52
5.2.6.	Masa placente sa semenima.....	56
5.2.7.	Uporedna analiza morfoloških parametara rasta ploda	58
5.3.	Anatomska analiza i razvoj perikarpa ploda paradajza	62
5.3.1.	Debljina perikarpa.....	64
5.3.2.	Debljina egzokarpa.....	66
5.3.3.	Debljina mezokarpa.....	68
5.3.4.	Debljina endokarpa.....	70
5.3.5.	Broj slojeva ćelija u perikarpu.....	72
5.3.6.	Uporedna analiza anatomskih parametara rasta ploda.....	74
5.4.	Citološka analiza perikarpa tokom razvoja plodova.....	77
5.4.1.	Broj ćelija dobijen metodom maceracije perikarpa.....	77
5.4.2.	Prosečna zapremina ćelija perikarpa maceriranih pomoću enzima pektinaze.....	79
5.4.3.	Veličina ćelija perikarpa dobijena metodom maceracije perikarpa.....	81
5.4.3.	Veličina ćelija merena sa anatomskih preseka	89
5.5.	Površina ćelija po slojevima perikarpa merenim sa anatomskih preseka.....	96
5.5.1.	Sloj E1 (epidermis perikarpa).....	96
5.5.2.	Sloj E2 (spoljašnji subepidermalni sloj).....	98
5.5.3.	Sloj E2j	100
5.5.4.	Sloj E2i	101
5.5.5.	Sloj E2h	103
5.5.6.	Sloj E2g	105
5.5.7.	Sloj E2f.....	107
5.5.8.	Sloj E2e	109
5.5.9.	Sloj E2d	111
5.5.10.	Sloj E2c	112
5.5.11.	Sloj E2b	115
5.5.12.	Sloj E2a	117
5.5.13.	Sloj E3	119
5.5.14.	Sloj E4	121
5.5.15.	Sloj I3	123
5.5.16.	Sloj I2a	125
5.5.17.	Sloj I2b	127
5.5.18.	Sloj I2c	129
5.5.19.	Sloj I2d	131
5.5.20.	Sloj I2e	133
5.5.21.	Sloj I2 (unutrašnji subepidermalni sloj, poslednji sloj mezokarpa)	135
5.5.22.	Sloj I1 (unutrašnji epidermis, endokarp)	137
5.5.23.	Razvoj slojeva perikarpa kod divljeg tipa i <i>flacca</i>	139
5.5.24.	Uporedna analiza citoloških parametara rasta ploda	142

6. DISKUSIJA 149

6.1. Eksperimentalni sistem

149

6.2. Razviće i anatomska analiza ploda sorte Ailsa Craig (divljeg tipa) u optimalnim uslovima

153

6.3. Razviće i anatomska analiza ploda sorte Ailsa Craig (divljeg tipa) u uslovima delimičnog sušenja korenova	165
6.4. Razviće i anatomska analiza ploda sorte Ailsa Craig (divljeg tipa) u uslovima deficita navodnjavanja.....	173
6.5. Razviće i anatomska analiza ploda mutanta <i>flacca</i> u uslovima delimičnog sušenja korenova	186
6.6. Razviće i anatomska analiza ploda mutanta <i>flacca</i> u uslovima regulisanog deficita navodnjavanja.....	189
7. ZAKLJUČCI	191
8. LITERATURA	196

1. UVOD

Suša je jedan od faktora spoljašnje sredine koji u najvećoj meri može da utiče na rastenje i razviće biljaka, a kod poljoprivrednih kultura u značajnoj meri umanjuje prinos. Još je Boyer (1982) ukazivao na to da faktori sredine mogu smanjiti proizvodnju useva za čak 70%. Imajući u vidu da je voda od vitalnog značaja za rast i razvoj biljaka, suša, definisana kao znatan deficit vode u zemljištu i u atmosferi, predstavlja svetski problem jer smanjuje prinos gajenih biljaka širom sveta (Foolad, 2007). Sa meteorološke tačke gledišta, suša se prema Katz i Glantz (1977) definiše kao period u kome je količina padavina manja od vrednosti koja predstavlja višegodišnji prosek za dato područje. Sa poljoprivredne tačke gledišta smatra se periodom suvog vremena koji izaziva značajno smanjenje prinosa date gajene biljne vrste u odnosu na prosek za odgovarajuće područje.

Prema izveštaju koji je prikazao FAO (2007) evidentno je da abiotički stresni faktori imaju značajan uticaj na biljke. Analize pokazuju da je čak 64% svetske površine zemljišta potencijalno ugroženo sušom. Prema izveštaju Međunarodnog panela za klimatske promene (IPCC, 2007) istraživanja efekata suše na biljke postaju sve značajnija, jer većina budućih scenarija klimatskih promena predviđa porast temperature i smanjenje padavina u mnogim oblastima sveta, što će imati za posledicu jak vodni deficit. Tokom poslednjih decenija, suša dramatično raste u svom obimu i intenzitetu, a broj oblasti koje su pod uticajem suše je u periodu od 1976.-2006. godine porastao za 20%. Postoji nekoliko pokazatelja koji ukazuju na pojavu stresa suše, u prvom redu su to padavine i temperatura. Smanjenje godišnjih količina padavina se javlja u područjima sa godišnjim prosekom ispod 800 mm, a posebno su izražene u oblastima sa prosečnim padavinama ispod 650 mm (Popović i sar., 1994). Deficit padavina posle 1980. godine na području Srbije je posebno izražen. U periodu od 1961-1990, najveće oscilacije godišnjih količina padavina registrovane su u istočnoj Vojvodini, Šumadiji, Pomoravlju, Stigu i Negotinskoj krajini. Drugi pokazatelj koji ukazuje na sušu je temperatura vazduha, koja pokazuje izražene oscilacije tako da su utvrđeni periodi sa dominantnim smanjenjem, a nakon toga i periodi sa porastom godišnje temperature vazduha u Srbiji. Dominacija niskih godišnjih temperatura vazduha u Srbiji je prestala 1981. godine, dok

je od 1982. započeo rast godišnjih temperatura, koji i dalje traje. Analize meteoroloških podataka iz perioda 1951-2000. godine ukazuju da godišnja temperatura kontinuirano raste, a da su kod padavina prisutne oscilacije sa češćom pojavom deficita (Popović, 2002). Da bi se predvidelo kakve se promene mogu očekivati u budućnosti korišćeni su matematički modeli na osnovu kojih se procenjuje variranje osnovnih klimatskih parametara. Popović i sar. (2004) u blažoj varijanti tog modela, ukazuju za naše područje sigurno povećanje godišnje temperature vazduha od čak 4°C do kraja ovog veka. Prema nekim evropskim procenama porast godišnje temperature će biti veći za 2°C, mada je moguće da će ova vrednost biti veća već sredinom ovog veka na osnovu rezultata IPCC (2001). Za razliku od temperature, čiji se rast očekuje u celoj Evropi, promene padavina su složenije. Postoji izražena saglasnost u procenama da će doći do smanjenja letnjih padavina na području Mediterana (EEA, 2004). Prema ovakvim procenama neka područja Srbije će tokom leta imati manje padavina i za 20%, dok iznos smanjenja letnjih padavina, po najnepovoljnijoj opciji, premašuje 50% prosečnih vrednosti (Popović i sar., 2004). Međutim, rezultati za 2014. godinu pokazuju da je količina letnjih padavina premašila višegodišnje proseke u Srbiji kao i da je broj ekstremnih klimatskih uslova (ekstremno visoke temperature, padavine, grad, poplave) u porastu u odnosu na višegodišnji prosek.

Povrtarske kulture, među kojima i paradajz, su posebno osetljive na sušu. Paradajz je biljka koja je osetljiva na nedostatak vode, koji predstavlja jedan od najznačajnijih faktora koji smanjuje proizvodnju i u našoj zemlji i u svetu, pa je za prinos paradajza u mnogim zemljama neophodno dodatno navodnjavanje radi postizanja optimalnih prinosa (Fereses i Soriano, 2007). Odgovor biljaka na vodni deficit zavisi od genotipa, intenziteta i trajanja nedostatka vode, tipa zemljišta, starosti i faze razvoja biljaka, kao i vrste organa i tkiva (Bray, 1997).

U poslednjih nekoliko decenija mnogo toga je urađeno na polju istraživanja strategija biljaka u kontroli vodnog statusa u uslovima suše, odnosno na proučavanjima fizioloških i biohemijskih procesa koji se nalaze u osnovi odgovora biljaka na stres suše (Chaves i sar., 2003).

U savremenoj poljoprivrednoj proizvodnji postoje dve osnovne strategije za prevazilaženje efekata suše:

1. Selekcija otpornih genotipova i

2. Navodnjavanje.

Oba pristupa su zasnovana na razumevanju efekata suše i reakcijama biljaka za njihovo prevazilaženje.

Selekcija otpornih genotipova na sušu je naročito aktuelna kod jarih kultura (kukuruza, pšenice, soje, šećerne repe, suncokreta). Instituti iz UK, Danske i Portugalije su među prvima počeli i sa praktičnom primenom znanja iz oblasti fiziologije stresa za potrebe prevazilaženja ili umanjavanja efekata suše i selekcijom otpornih genotipova (Lebreton i sar., 1995). Definisanje najrelevantnijih kriterijuma za ocenu tolerantnosti prema nedostatku vode je veoma značajno za oplemenjivanje u cilju stvaranja genotipova koji bolje podnose ovaj abiotički stres. Smatra se da primena molekularnih metoda, zajedno sa klasičnim fiziološkim i morfo-anatomskim istraživanjima može dati najbolje rezultate u istraživanjima otpornosti na sušu gajenih biljaka. Biljna biotehnologija predstavlja proces u kome se koriste molekularne i citološke tehnike u cilju povećanja produktivnosti biljaka, poboljšanja kvaliteta biljnih proizvoda, sprečavanja šteta koje nastaju pod uticajem različitih biotičkih i abiotičkih stresova. U okviru biljne biotehnologije postoji i grupa metoda koja se naziva selekcija pomoću molekularnih markera (MAS - Marker Assisted Selection), koja predstavlja kombinaciju metoda klasičnog oplemenjivanja i molekularnih istraživanja. Preduslov za uspešnost MAS je definisanje gena za koje se pretpostavlja da regulišu osobine od interesa i testiranje statističkih odnosa između markera i osobine od interesa (Pekić i Quarrie, 1998). Tek kada je definisan marker koji je fizički lociran pored ili čak u genu od interesa moguća je marker asistirana selekcija poželjne osobine (Panković i sar. 2004). Razvoj molekularnih markera omogućio je stvaranje genetičkih mapa i uz korišćenje različitih statističkih programa sada je moguće odrediti poziciju gena za bilo koje svojstvo od interesa za oplemenjivanje, tzv. QTL (quantitative trait loci), kao što je urađeno npr. kod kukuruza (Quarrie i sar., 1998).

U kontekstu globalnih klimatskih promena, očekuje se češća pojava i duže trajanje perioda suše (Lovelli i sar., 2012). Zbog toga su smanjenje vodnih resursa i nedostatak kvalitetne vode za navodnjavanje osnovni razlozi koji alarmiraju na potrebu očuvanja vode za potrebe proizvodnje hrane i pronalaženje novih strategija za navodnjavanje koji će rezultovati povećanom efikasnosti korišćenja vode od strane biljaka (Fereres i sar.,

2007). Veruje se da će u poređenju sa svim drugim vrstama abiotičkog stresa, nedostatak vode imati globalno najveći negativan uticaj na poljoprivredna zemljišta (FAO, 2007), rast i produktivnost sa takvih zemljišta (Shao i sar., 2008), kao i na prinos u globalnoj poljoprivrednoj proizvodnji (Foolad, 2007). To je od posebnog značaja jer se oko 60-85% od ukupne potrošnje vode (za industriju, domaćinstva, poljoprivredu) koristi u svrhu navodnjavanja (Zegbe-Domingez i sar., 2003, Zegbe i sar., 2005). Da bi se obezbedila hrana za ljudsku populaciju koja stalno raste, površine navodnjavanih oblasti bi trebalo da se povećaju za više od 20%, dok bi prinos trebalo da se poveća za 40% do 2025. godine. Da bi se to postiglo vodni resursi bi trebalo da se koristi sa većom efikasnošću i produktivnošću (Sepaskhah i Ahmadi, 2010).

Kako vodnih resursa ima sve manje, a povećani su zahtevi usled periodičnih suša, čine se naponi da se navodnjavanje u svrhu poljoprivrede menja od metoda sa punim normama zalivanja ka metodama navodnjavanja sa redukovanom količinom vode a da pri tome ne dođe do smanjenja prinosa (Ruiz-Sanchez i sar., 2010). U osnovi ovih novih **metoda redukovanog navodnjavanja** je razumevanje uticaja suše na rast i razvoj gajenih biljaka (Davies i sar., 2011).

Optimalno navodnjavanje ili FI (eng. Full irrigation) koriste uzgajivači u oblastima koja nisu ograničena u korišćenju vodnih resursa. U današnje vreme, optimalno zalivanje se smatra luksuzim korišćenjem vode, i zbog toga se količina vode za navodnjavanje može smanjiti sa malim ili bez ikakvog efekta na profitabilnost prinosa (Kang i Zhang, 2004).

U poslednjih nekoliko decenija, jedna od mogućih opcija za prevazilaženje posledica suše na biljke je upotreba metoda deficita navodnjavanja: regulisani deficit zalivanja (eng. regulated deficit irrigation, DI) i metoda delimičnog sušenja zone korena (PRD) (FAO, 2002).

Regulisani deficit navodnjavanja ili **DI** (eng. Deficit Irrigation) je tehnika navodnjavanja celog korenovog sistema sa manjom količinom vode nego što je potrebno za evatranspiracione zahteve gajenih biljaka u određenim fenološkim fazama rasta (Rapoport i sar., 2011).

Delimično sušenje korenova ili ***PRD*** (eng. Partial Root-zone Drying) je tehnika navodnjavanja koja se razvila posle DI. Sa ovom tehnikom vrši se navodnjavanje samo jedne polovine korenovog sistema (Dorjia i sar., 2005), dok se druga polovina korenovog sistema suši do određenog sadržaja vode u zemljištu, a zatim se vrši inverzija, odnosno promena strane koja se zaliva i suši. To se obavlja tako da se strana koja je prethodno zalivana izlaže suši, dok se strana koja je bila u uslovima suše zaliva (Ahmadi i sar., 2010).

Rezultati niza istraživanja su pokazali da se i PRD i DI mogu uspešno koristiti za potrebe navodnjavanja različitih ratarskih, voćarskih i povrtarskih kultura. Takođe se pokazalo i da efekti primene ovih tehnika na prinos gajenih biljaka zavise od niza faktora uključujući količinu vode za navodnjavanje, faze ontogeneze biljaka u kojoj su primenjeni, genotipskih karakteristika i dr. U osnovi njihove optimalne primene su saznanja o dejstvu suše na biljke i mehanizmima za njihovo prevazilaženje.

U literaturi postoji dosta istraživanja fizioloških, biohemijskih i molekularnih procesa i morfo-anatomskih karakteristika biljaka koji su doprineli objašnjenju uticaja suše i metoda deficita navodnjavanja na strukturu i funkciju listova, morfologiju korena (Chaves i sar., 2003), anatomiju stabla i korena i hidraulične provodljivosti peteljke ploda (Rančić, 2011). Značajan broj ovih istraživanja se odnosi i na paradajz. Međutim, još uvek nije dovoljno ispitan efekat suše i metoda deficita navodnjavanja na strukturu ploda, anatomske karakteristike perikarpa i razvoj ćelija perikarpa, a što je od značaja za razumevanje efekata ovih faktora na prinos paradajza. Takva istraživanja plodova su predmet ove doktorske disertacije.

2. PREGLED LITERATURE

2.1. Poreklo i značaj paradajza

Paradajz (domestifikovani paradajz, *Lycopersicon esculentum* Mill., *Solanum lycopersicum* L.) je višegodišnja biljka u svom prirodnom staništu, iako se kod nas gaji kao jednogodišnja. Paradajz je poreklom iz Srednje ili Južne Amerike, a na Andima u Peruu se i danas nalazi najveći broj divljih vrsta paradajza. Paradajz najbolje uspeva u umerenim i tropskim zonama, a osetljiv je na nedostatak vode u zemljištu, niske temperature i manjak svetlosti.

Paradajz predstavlja značajnu povrtarsku vrstu koje se gaji na otvorenom polju i u zaštićenom prostoru (Ho, 1996, Takač i sar., 2007). O značaju ove povrtarske vrste govore podaci da je njegova potrošnja evidentirana u 164 zemlje sveta i da je druga po redu najprodavanija namirnica na svetskoj pijaci. Prema FAO, ukupna proizvodnja je od 1961. do 2009. godine porasla sa 27,6 miliona tona na 152,9 miliona tona godišnje (FAOSTAT Database, 2009). Posmatrano na svetskom nivou, najveća proizvodnja je u Kini sa oko 14,1 miliona tona, za kojom slede Indija i SAD. Najveći izvoznik paradajza je Španija sa 9,3 miliona tona. Najveća potrošnja paradajza je u Severnoj Americi gde iznosi 35 kg po stanovniku godišnje, dok se evropske zemlje prema ostvarenoj potrošnji od 27 kg nalaze na drugom mestu u odnosu na ostale svetske regione. Prosečna potrošnja paradajza u svetu iznosi 15 kg po stanovniku (FAO), dok je u našoj zemlji 16 kg po stanovniku (Takač i sar., 2007). Najveći potrošač u Evropi je Grčka sa 140 kg po stanovniku, verovatno zbog proizvodnje koja je usled pogodnih klimatskih uslova za uzgajanje paradajza velika, ali i tradicije u korišćenju ove namirnice. U strukturi evropske proizvodnje paradajza Srbija učestvuje sa svega 0,8%. U Srbiji, prema rezultatima Statističke komisije Republike Srbije iz 2010. godine, od ukupno 281.000 ha setvenih površina na kojima se gaji povrće, paradajz zauzima oko 9%, odnosno oko 20.000 ha, sa ostvarenom proizvodnjom od 189.000 tona ploda (Takač i sar., 2007). Rastući trend u produkciji paradajza u Srbiji u odnosu na period 2008., ukazuje da je proizvodnja ove biljke profitabilna, a što nam govori podatak da je u 2010. godini paradajz bio na trećem mestu izvezenog povrća sa 3%. Prosečan prinos u Srbiji je oko 9 tona po hektaru, što je relativno malo, naročito kada se uzme u obzir da je prosečan

evropski prosek 31,4 tone. Razlog ovako niskog prosečnog prinosa paradajza u Srbiji leži pre svega u neadekvatnoj tehnologiji gajenja (Takač i sar., 2007). Takođe se moraju uzeti u obzir i manja područja Srbije (Vojvodina i rečne doline centralne Srbije) gde postoje optimalni uslovi zemljišta, obilje vode za navodnjavanje kao i povoljnije klimatske prilike za uzgajanje paradajza, i gde prinos zbog toga dostiže i 50-80 tona ploda po hektaru.

2.2. Morfo-anatomske karakteristike vegetativnih i generativnih organa paradajza

2.2.1. Morfologija vegetativnih organa paradajza

Glavno stablo paradajza ima simpodijalan rast i formira se iz inicijalnog monopodijalnog izdanka koji nosi do 12 listova, što uglavnom zavisi od genotipa paradajza. U početku rast bočnih pupoljaka nije uočen, međutim nakon razvoja vršne cvasti, ukupni rast biljaka se nastavlja zahvaljujući rastu bočnih grana, tako da se glavno stablo u stvari sastoji od različitih simpodijalnih delova od kojih svaki ima 3 lista i vršnu cvast. Na osnovu izgleda habitusa razlikuju se tri osnovna tipa rasta stabla paradajza: determinantan, indeterminantan i poludeterminantan. Paradajz sa indeterminantni tipom rasta pokazuje neograničen rast, sa velikim brojem bočnih grana i daje plodove tokom cele sezone. Kod ovog tipa rasta primarno stablo mladih biljaka formira do 10 listova pre nego što se pojavi prva cvast, zatim nastavlja da raste, a ostale cvasti se formiraju bočno u odnosu na glavno stablo. Rast primarnog stabla se završava formiranjem prvog cveta, a rast u visinu se nastavlja zahvaljujući bočnom grananju koje preuzima rast stabla. Paradajz sa determinatnim habitusom ima relativno nisko stablo, jer se na stablu formiranjem prve cvasti završava rast biljke u visinu. Bočni izdanci se formiraju iz primarnog stabla dajući biljci žbunast izgled, često su relativno kratki i svaka bočna grana se završava formiranjem cvasti koji formiraju plodove u kratkom vremenskom periodu od 2 do 3 nedelje. Poludeterminantni tip ima duge bočne grane kao i indeterminantni tip a biljke rastu u visinu do 1-1,5 m. Izdanci poludeterminantnih biljaka daju nekoliko cvasti kao i kod indeterminantnih biljaka, ali se zatim rast završava cvastima kao kod determinatnog oblika.

Koren paradajza može dostići dužinu i do preko 1m, najveći deo korena je koncentrisan u sloju zemljišta od 30-60 cm ispod površine, a maksimalne vrednosti dužine korena su zabeležene tokom faze rasta plodova. Kod biljaka koje su gajene iz semena korenov sistem je osovinski, dok se nakon presađivanja naglo razvijaju adventivni korenovi formirajući žiličast korenov sistem (Hayward, 1938).

Raspored listova na stablu paradajza je spiralan, listovi imaju dorzoventralnu građu sa izraženim nervima na naličju lista. Nervatura lista je mrežasta. Mladi listovi su prosti i po obodu usečeni, međutim stariji listovi su neparno perasto složeni i sastoje se iz glavne lisne drške na kojoj su raspoređeni prosti ili složeni listići na pojedinačnim drškama.

2.2.2. Morfologija generativnih organa paradajza

Cvast kod paradajza je kratka cimozna sa sedam do dvanaest cvetova. Nije retko da su više od dva cveta otvorena u isto vreme u istoj cvasti, tako da drška cvasti često nosi male plodove, otvorene cvetove i cvetne pupoljke koji se razvijaju u isto vreme na istoj cvasti (Slika 1). Cvetna drška povezuje pojedinačni cvet sa drškom cvasti, završni deo cvetne drške podrazumeva cvetna loža koja je u obliku diska. Tokom razvoja cveta, mali izraštaji meristemskog tkiva rastu izvan drške cvasti i formiraju cvet. Ostale cvetne primordije se razvijaju, jedna nakon druge, prostirući se oko drške cvasti u smeru kazaljki na satu sa šest ili više elemenata.

Slika 1. Razvoj cvetne grane kod paradajza, na vrhu cvasti se nalaze cvetovi u fazi potupuno otvorenog cveta (označeno crvenom strelicom) a u osnovi cvasti formirani plodovi.



Cvet paradajza je petočlan, sa spiralno raspoređenim delovima cveta na cvetnoj loži. Čašica cveta je veoma kratka, sačinjena je od pet čašičnih listića koji su linearnog do lancetastog oblika, i koji imaju anatomsku građu sličnu listovima. Čašica je čvrsta i menja svoju veličinu sa razvojem ploda ostajući u osnovi ploda sve do faze zrenja ploda. Krunica je sačinjena od pet elemenata u osnovi sraslih u kratku cev, svetlo zeleno-žute boje kada je cvet delimično otvoren. Kod potpuno otvorenog cveta elementi krunice su savijeni ka spolja i zlatno žute su boje, a taj stupanj u rastu cveta se označava kao anteza (Slika 1). Pet narandžasto-žutih prašnika su srasli međusobom i za grotlo cevi krunice, formirajući šuplju kupastu strukturu oko tučka, koji zauzima centralni deo cveta. Otvaranje prašnika počinje 24-48 časova nakon otvaranja cveta kada je polen slobodan da se direktno prenosi na žig tučka. Neupadljivi tučak je bledo žuto-zelene boje, i sačinjen od proširene baze plodnika, izduženog stubića i spljoštenog žiga koji se nalazi iznad vrha prašnika. Na površini žiga nalaze se žlezde koje luče lepljivu supstancu čija je uloga u olakšavanju oprašivanja. Višćelijske žlezde i nežlezdane dlake se mogu naći u osnovi stubića i semenih zametaka (Cooper, 1927). Žig je receptivan za polen 1-2 dana pre pucanja antera, tako da kod većine sorti paradajza najčešće dolazi do samooprašivanja (Hayward, 1938). U prirodnim uslovima, zahvaljujući bumbarima koji prenose polen, dolazi i do unakrsnog oprašivanja, ali u manje od 5% slučajeva. U povoljnim uslovima dolazi do oplodjenja za manje od 50 časova nakon oprašivanja ili 20 časova nakon punog cvetanja (Picken, 1984). U to vreme zid plodnika je građen od 9 slojeva ćelija koje su zaobljeno kockaste, slične veličine osim ćelija provodnog snopića. Građen je od po jednog sloja spoljašnjeg i unutrašnjeg epidermisa i ostalih slojeva koji će formirati mezokarp omotača ploda, perikarpa. Prečnik plodnika je u rasponu od 1,3 do 4,4 mm kod analiziranih 20 genotipova paradajza, prema Cheniclet i sar. (2005), prosečna površina ćelija u plodniku je $150 \mu\text{m}^2$. Plodnik tučka može da bude građen od najmanje dve karpele (Tanksley, 2004), ali taj broj može jako da varira i kod nekih varijeteta paradajza iznosi i do 22 oplodna listića (Cheniclet i sar., 2005). Većina kultivisanih varijeteta paradajza osim čeri paradajza ima četiri ili pet lokula, mada je najčešće dvook ili trook, kao što je to slučaj sa divljim tipom (Cheniclet i sar., 2005).

Po botaničkoj definiciji, plod nastaje od zrelog plodnika tučka i stoga sadrži tkivo oplodnih listića u delovima ili u celini, dok zid plodnika formira omotač ploda, perikarp.

2.3. Razvoj i anatomska građa ploda paradajza

2.3.1. Faze u razvoju ploda

Zbog jako pogodnih razvojnih osobina, kao što su kratak ciklus razvoja i sposobnost samooprašivanja (Chevalier, 2007), paradajz se već dugo vremena unazad koristi kao model sistem za genetička istraživanja, razvojne procese, fiziološka i fitopatološka istraživanja. To je omogućilo prikupljanje velikog broja informacija o ovoj ekonomski važnoj biljnoj vrsti. Kako je veličina ploda paradajza jedna od ključnih osobina kvaliteta i prinosa, proučavanje rasta plodova je privlačilo dosta pažnje istraživača (Ho i sar., 1987, Bussières, 1993, de Koning, 1994, Andrews i sar., 2002, Bertin i sar., 2003, 2005, Fanwoua i sar., 2012).

Plod povećava masu ili zapreminu za 100 ili više puta od oplođenja do zrenja, i te promene je moguće predstaviti sigmoidnom krivom (Gillaspy i sar., 1993). Interpretacija krive rasta je kompleksna kod praćenja pojedinačnih parametara ploda, kao što su masa, prečnik, zapremina ploda, zbog različitih tipova tkiva koja grade plod. Svi delovi ploda se razvijaju u skladu sa njihovim sopstvenim programima, na prostorno-vremenski organizovanim obrascima deoba i rasta ćelija. Osnovni procesi u rastu ploda podrazumevaju kontrolu broja ćelija i veličine ćelija, a oba ova procesa se dešavaju tokom ograničenog perioda i ponašaju se geometrijski svaki za sebe (Bohner i Bangerth, 1988a,b). Oba procesa su pod kontrolom unutrašnjih signala (hormona i metaboličkih procesa) i spoljašnjih faktora (ekoloških faktora), i predstavljaju važne odrednice morfoloških osobina kvaliteta ploda kao što je konačna veličina ploda, masa i oblik ploda (Tanksley, 2004).

Konačna veličina ploda zavisi od: 1. razvojnih obrazaca određenih u ranoj fazi indukcije cveta, 2. broja ćelija unutar ploda, uglavnom određenog na kraju perioda deobe ćelija i 3. veličine ćelija (Joubès i sar., 1999; Cheniclet i sar., 2005). Uprkos činjenici da se rast ćelija smatra glavnim faktorom rasta mase sočnih plodova, veći broj studija podržava činjenicu da je rast plodova ostvaren kombinacijom procesa deobe

ćelija i rasta i da se razlike u konačnoj veličini ploda mogu dovesti u vezu sa oba procesa (Ho, 1992, Tuberosa i sar., 1992, Cowan i sar., 1997, Higashi i sar., 1999, Cowan i sar., 2001). Sa druge strane, detaljne studije ukazuju da je deoba ćelije bitniji faktor u razvoju ploda i da u mnogome zavisi od početnog broja ćelija koji se formira već u cvetnoj primordiji (Considine i Knox, 1981), kao npr. kod ploda masline (Rapoport i sar., 2004, 2011), breskve (Scorza i sar., 1991, Quilot i Genard, 2008), trešnje (Olmstead i sar., 2007) i japanske kruške (Zhang i sar., 2006).

Prema podeli koju su formirali Gillaspay i sar. (1993) rast i razvoj ploda paradajza se, prateći prostu sigmoidnu krivu rasta može podeliti na četiri faze (Srivastava i Hi, 2005): faze cvetanja, deobe ćelija, rasta ćelija i sazrevanja. Na Slici 2 prikazana je dinamika parametara koji utiču na razvoj ploda.

I. faza cvetanja, podrazumeva formiranje svih cvetnih delova, razvoj plodnika, oprašivanje, oplođenje i rano formiranje ploda (Ezura i Hiwasa-Tanase, 2010). Ova faza traje 2 do 3 nedelje između inicijacije cveta i formiranja zrelog cveta.

II. faza deobe ćelija, podrazumeva formiranja semena i rani razvoj embriona. Ova faza počinje tokom faze cvetanja i nastavlja se dve nedelje nakon oprašivanja, tj. do prečnika ploda od 3-5 mm.

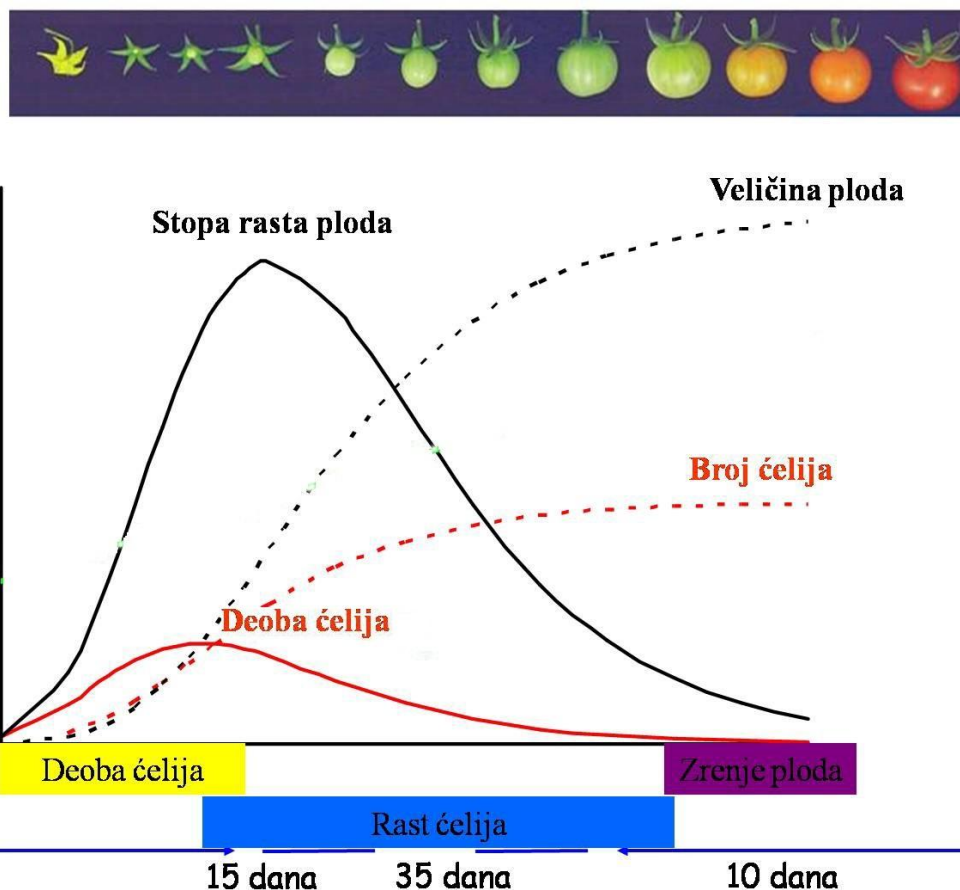
III. faza rasta ćelija podrazumeva sazrevanje embriona. Traje do nedelju dana pre početka zrenja, tokom ove faze ćelije povećavaju veličinu za oko 20 puta (Cong i sar., 2002, Tanksley, 2004), a prečnik ploda se povećava od 1-2 cm do maksimalne veličine.

IV. faza sazrevanja podrazumeva zelene plodove sa završenim rastom na početku zrenja, u kojima se dešavaju brze hemijske i strukturne promene koje određuju ukus, boju, teksturu i biohemijski sastav ploda, ali ne i njegovu veličinu i oblik.

Faza I: Faza cvetanja i formiranja ploda

Faza cvetanja i formiranja ploda podrazumeva kratak period u okviru koga se odlučuje da li će se razvoj cveta nastaviti u pravcu daljeg formiranja ploda ili će se završiti abortivnošću cveta (Gillaspay i sar., 1993). Ova faza, u engleskoj literaturi nazvana "fruit set", definisana je kao prelazna faza od plodnika ka ubrzanom rastu mladog ploda (de Jong i sar., 2009). Kod pojedinih vrsta od broja ćelija formiranih u plodniku pre cvetanja zavisi konačna veličina ploda, što objašnjava zašto plodovi rano

otvorenih cvetova imaju veći broj ćelija na zrenju od onih koji kasnije cvetaju (Coombe, 1976). Kod mnogih vrsta, poput paradajza (Bohner i Bangerth, 1988a,b, Tanksley, 2004) i kivija (Cruz-Castillo i sar., 2010), veličina plodnika u fazi potpuno otvorenog cveta i veličina zrelog ploda su u pozitivnoj korelaciji. Kada je oprašivanje i oplodjenje potpuno završeno, plodnik ulazi u fazu deoba ćelija (Chevalier, 2007).



Slika 2. Razvojne faze ploda paradajza sa dinamikom osnovnih parametara koji utiču na razvoj ploda (prema Bertin, personalna komunikacija)

Faza II: Deoba ćelija, formiranje semena i rani razvoj embriona

Odmah nakon oplodjenja, tj. dva dana nakon faze punog cvetanja počinje faza deobe ćelija, gde se unutar plodnika dešavaju ubrzane ćelijske deobe koje traju 7-10 ili 14 dana (Varga i Bruinsma, 1986, Bohner i Bangerth, 1988a,b, Srivastava i Hia, 2005). Period deobe ćelija kod većine sočnih plodova, često traje od 35% do 50% ukupnog perioda rasta ploda, što je ekvivalentno prvim nedeljama nakon potpuno otvorenog

cveta (Bollard, 1970). Rast ploda koji se dešava tokom ove faze predstavlja spori rast (Gillaspy i sar., 1993, Atta-Aly i sar., 1999) a zasniva se samo na rastu zbog povećanja broja ćelija, čime plodovi dostižu samo 10% svoje konačne veličine (Liu i sar., 2003).

Za razumevanje mehanizama koji regulišu rane događaje u razvoju ploda, važno je istaći da na nivou različitih vrsta plodova postoje razlike između genetičke i hormonske kontrole ćelijskih deoba. Različiti tipovi plodova pokazuju varijacije u broju i trajanju faze deobe ćelija, što se može odraziti na konačnu veličinu ploda. Veća dužina trajanja faze deobe ćelija može omogućiti formiranje većeg broja ćelija u plodu, odnosno potencijalno veću veličinu ploda, kao što je to zabeleženo kod ploda predstavnika roda *Cucurbita* sp. (Cheng i sar., 1992). Sa druge strane, različiti tipovi ploda pokazuju velika variranja u dužini trajanja faze deobe ćelija, kao npr., kao što je plod avokada gde se deobe ćelija u perikarpu nastavljaju do perioda kratko pre zrenja ploda (Joubès i sar., 1999), kao i kod ploda paradajza gde je zabeleženo da se deobe ćelija egzokarpa dešavaju do pred zrenje ploda (Bargel i Neinhuis, 2005). Po orijentaciji ravni deobe u perikarpu paradajza postoje dva tipa deoba ćelija: antiklinalne (gde je ravan deobe orijentisana normalno na površinu tkiva ili organa, dajući veću površinu organu) i periklinalne deobe, gde je ravan deobe orijentisana paralelno sa površinom tkiva ili organa, dovodeći do povećanja zapremine organa, što u slučaju perikarpa paradajza omogućava formiranje novih slojeva (Considine i Knox, 1981). Konačna veličina organa zavisi od učestalosti deoba ćelija (Bohner i Bangerth, 1988a,b, Higashi i sar., 1999, Cowan i sar., 2001). Kod paradajza, učestala mitotska aktivnost u perikarpu nakon oplodjenja rezultuje proliferacijom novih ćelija u egzokarpu, mezokarpu i diferenciranju dela ćelija mezokarpa u vaskularne elemente. Kod genotipova paradajza sa malim plodovima (npr. Cervil) faza deobe ćelija se potpuno završava kada počne faza rasta ćelija, dok kod genotipova sa velikim i srednjim plodovima (npr. Raissa i Ailsa Craig) deoba ćelija traje do 20 daa, odnosno 25 daa i preklapa se sa fazom rasta koja počinje 15 dana nakon potpuno otvorenog cveta (Bertin, 2005, Faurobert i sar., 2007). Odnos broja ćelija koje se ne dele u tkivu i ćelija koje se dele u svakom sukcesivnom ciklusu se progresivno smanjuje, tj. smanjuje se proliferativna aktivnosti (Bertin i sar., 2003).

Faza III: Rast ćelija i sazrevanje embriona

Nakon faze deobe ćelija, narednih 6-7 nedelja, rast ploda podrazumeva rast zapremine ćelija ploda, pa se za ovu fazu smatra da je odgovorna za dostizanje konačne veličine ploda (Ho i Hewitt, 1986). Trajanje ove faze zavisi od vrste kultivara paradajza i od uslova sredine (Atta-Aly i sar., 1999). Kod paradajza, veličina placente, lokularnog tkiva i mezokarpa može da se poveća od 10 (Gillaspy i sar, 1993) do 100 puta ili više (Coombe, 1976) zbog izduživanja ćelija, dok ćelije koje čine egzokarp nastavljaju da se dele i tokom ovog perioda slabije rastu. Tokom perioda brzog rasta ćelija ploda, embrion se razvija iz loptaste strukture u bilateralni embrion koji pokazuje dobro razvijene kotiledone i organizovanu osu stablo – koren (Smith, 1935).

Faza IV: Sazrevanje plodova

Faza sazrevanja ploda paradajza podrazumeva dve nedelje dodatnog sporog rasta, tokom koje plod stiže (Atta-Aly i sar., 1999) ili je već dostigao konačnu veličinu, pa se razvoj ploda u ovom periodu nastavlja samo sa zrenjem (Giuliano i sar., 1993). Specifični biohemijski programi u plodu koji tokom ove faze rezultuju zrenjem, uključuju sledeće promene: promenu boje kroz promene sadržaja hlorofila, karotenoida i flavonoida, promenu teksture preko promena turgora ćelija, strukture ćelijskog zida i metabolizma i promene u koncentracijama šećera, organskih kiselina i ostalih supstanci koje utiču na kvalitet, boju i ukus ploda (Giovannoni, 2004). Promena boje je posledica transformacije hloroplasta u hromoplaste, podrazumeva smanjenje koncentracije hlorofila, praćeno povećanjem koncentracije beta karotena koji plodu daju narandžastu boju (Giuliano i sar., 1993), dok konačna crvena boja ploda potiče od visoke koncentracije likopena (Hayward, 1938). Postepeno sa promenom boje dešavaju se i metaboličke promene: povećava se sinteza etilena, kiselost ploda ubrzano raste i smanjuje se nakon toga, sadržaj skroba se smanjuje, a povećava se koncentracija šećera (Wang i sar., 1993). Sve to utiče na aromu, boju, sastav i strukturne promene koji doprinose promeni teksture ploda, tj. omekšavanju ploda (Giovannoni, 2004).

Pored podela faza u razvoju ploda prema Gillaspy i sar. (1993), neki drugi autori smatraju da je razvoj ploda paradajza sačinjen samo iz tri odvojene faze: deoba ćelija,

faza rasta ćelija i zrenja ploda (Ho i Hewitt, 1986, Wang i sar., 1993, Guichard i sar., 2001), iako su slične dužine kako što su i Gillaspay i saradnici prikazali. Neki autori (Liu i sar., 2003, Srivastava i Handa, 2005) ukazuju da se razvoj ploda paradajza može podeliti na čak šest faza: faza pre polinacije, faza polinaciju, oplođenje i formiranja ploda, faza posle formiranja ploda, zrenje i faza starenja ploda, na šta su manje više ukazivali i prethodni autori, ali bez preciznog deljenja na veći broj pojedinačnih događaja tokom razvoja ploda.

2.3.2. Anatomija ploda paradajza

Plod paradajza pripada tipu ploda bobica i građen je od perikarpa, placente i šupljina (okaca) ispunjenih placentom i semenima. Plod paradajza predstavlja jedan od primera plodova u kome se u zidovima plodnika nakon oplođenja dešava samo nekoliko ćelijskih deoba, dok placenta pokazuje produženu aktivnost ćelijske deobe.

Anatomska građa perikarpa

Perikarp kod paradajza je građen od: egzokarpa, mezokarpa i endokarpa (Gillaspay i sar., 1993, Bertin, 2005, de Jong i sar., 2011) (Slika 3c). Nastaje od zida plodnika.

Egzokarp ploda paradajza je sačinjen od spoljašnjeg jednoslojnog epidermisa i tri do četiri subepidermalna sloja. Jednoslojni epidermis je građen od sitnih ćelija koje su slične veličine i kvadratnog do pravougaonog oblika celuloznih zidova, sa gustim citoplazmatskim sadržajem i bez skrobnih zrna (Varga i Bruinsma, 1986). Epidermis egzokarpa je bez stoma, u početku ima relativno tanku kutikulu čija se debljina povećava tokom rasta ploda (Joubès i sar., 1999, Lemaire-Chamley i sar., 2005). Roth (1977) je opisao devet različitih tipova egzokarpa kod paradajza od kojih neki imaju jednoćelijske i višećelijske jednostavne dlake i žlezdane dlake. Spoljašnji i radijalni ćelijski zidovi egzokarpa su naročito zadebljali, što im daje obrnuto potkovičasti izgled na poprečnom preseku. Andrews i sar. (2000) ukazuju da su mehaničke karakteristike egzokarpa bitne u kontroli rasta ploda i da su povezane sa povećanjem peroksidazne aktivnosti unutar ćelija egzokarpa. Uloga hipodermalnih ćelija je da obezbede mehaničku potporu, u nekim slučajevima, učestvuje u spontanom otvaranju plodova pri zrenju (Chiarini i Barboza, 2007). Ispod epidermisa mogu se uočiti tri do četiri sloja

ćelija čije su ćelije zadebljanih zidova, a sitnije su od ćelija paranhima koje se nalaze ispod njih. Najčešće kada je plod nezreo, ćelije locirane ispod epidermisa imaju hloroplaste, dok sa zrenjem bivaju zamenjeni hromoplastima (Tanksley, 2004). Ovo periferno tkivo se zove hipodermalni ili subepidermalni kolenhim (Atta-Aly i sar., 1999) i karakteristično je za plodove koji imaju debelu voskastu kutikulu (Roth, 1977, Osman i sar., 1999). Na postojanje hipodermalnog kolenhima kod predstavnika roda *Lycopersicum* sp. ukazali su i Roth (1977), Ho i Hewitt (1986) i Dottori i Cosa (1999). Uloga ovih ćelija je da obezbede mehaničku potporu, mada se stepen zadebljanja ćelijskih zidova ćelija hipodermalnog kolenhima smanjuje od spolja ka unutrašnjosti ploda (Bargel i Neinhuis, 2005). Najčešće kada je plod nezreo, ćelije slojeva koji su locirani ispod epidermisa imaju hloroplaste, dok sa zrenjem bivaju zamenjeni hromoplastima. Kolenhim je uvek prisutan u plodu, u početku sa jednim slojem ćelija, dok se taj broj uvećava tokom razvoja ploda i maksimum dostiže u periodu od 10 do 20 dana nakon cvetanja (Cheniclet i sar., 2005). Rezultati pokazuju da broj slojeva kolenhima i vreme njegovog formiranja zavisi i od genotipa paradajza (Chiarini i Barboza, 2007).

Debljina mezokarpa, kroz broj slojeva i veličinu ćelija ovog sloja, u velikoj meri utiče na konačnu debljinu perikarpa ploda paradajza. Prema nekim autorima (Atta-Aly i sar., 1999) mezokarp ploda paradajza je formiran od dve različite grupe slojeva ćelija definisanih kao spoljašnji i unutrašnji mezokarp. Spoljašnji slojevi mezokarpa su lokalizovani na rastojanju između hipodermalnog kolenhima i provodnih snopića perikarpa dok je unutrašnje mezokarpno tkivo lokalizovano ispod provodnih snopića i širi se do šupljine u kojima su smešteni semeni zameci (Atta-Aly i sar., 1999). Kod većine predstavnika roda *Lycopersicon* sp. spoljašnja zona mezokarpa je sačinjena od ćelija srednje veličine sa neznatnim međućelijskim prostorima, pošto veličina ćelija mezokarpa, od hipodermalnog kolenhima, postepeno raste do sredine mezokarpa (područje oko provodnih snopića), a zatim se veličina smanjuje do endokarpa. Provodni snopići koji su smešteni u perikarpu ploda potiču od provodnog tkiva karpela plodnika, tj. provodnih snopića koje prolaze kroz unutrašnji i spoljašnji zid plodnika i nastavljaju da se protežu kroz stubić do žiga tučka, ili kroz placentu gde se dele u manje snopiće koji se završavaju u semenim zamecima. Provodni snopići prolaze kroz mezokarp, manje ili više paralelno sa spoljašnjom površinom ploda i povezani su sa provodnim

tkivom peteljke ploda, čineći zatvorenu mrežu koja se sastoji od dve grane (Ho i Hewitt, 1986, Bussieres, 1993). Jedna grana provodnog tkiva se zrakasto prostire kroz centralni i radijalni deo mezokarpa do semena, dok ostale grane provodnih snopića zrakasto seku spoljašnji deo perikarpa ka površini (Roth, 1977) sa postepenim smanjenjem odnosa ksilema u korist floema (Hayward, 1938).

Treća po redu celina koja čini perikarp je jednoslojni endokarp (Roth, 1977), predstavlja strukturnu unutrašnju granicu perikarpa, a u neposrednom je kontaktu sa placentom sa semenima, a sprečava spajanje perikarpa i sadržaja lokula.

Anatomska građa placentе i semena

Pregrade nastale srastanjem karpela dele plodnik cveta na dva do 12 okaca, u kojima su smešteni semeni zamci (Benton Jones, 1999, de Jong i sar., 2009). Od karpela plodnika se formira centralno postavljena placenta, građena od parenhimskog tkiva, koja postepeno raste oko semena, okružujući ih potpuno (Roth, 1977), ali nikada ne srasta sa unutrašnjim zidom plodnika. Kada je plod nezreo to tkivo je čvrsto i kompaktno, ali kako plod sazreva, ćelijski zidovi postaju tanki i talasasti a ćelije postepeno propadaju i podvrgavaju se želatinoznoj degeneraciji. Pre nego što plod sazri, ćelije placentе sadrže brojna okrugla skrobna zrna. U isto vreme, ćelijski zidovi unutrašnjih i centralnih delova karpela takođe se delimično dezintegrišu (Smith, 1935). Dezintegracija ćelija je primarno odgovorna za razlike čvrstina različitih regiona plodova (MacGillivray i Ford, 1928). Za centralno postavljenu placentu ploda paradajza su vezana semena koja su uronjena u homogenu, rastresitu želatinoznu masu koja je građena od parenhimskih ćelija tankih ćelijskih zidova koje pune lokularnu šupljinu kada je plod zreo. Skupine igličastih karotinskih kristala su jako upadljive unutar ovih ćelija, mada njihova uloga još uvek nije razjašnjena (Chiarini i Barboza, 2007). U poređenju sa zidom plodnika, placenta pokazuje jasniju aktivnost deobe ćelije nakon oplodjenja. Faza deobe ćelija je ključna za formiranje semena i embriona jer se deobe ćelija u semenu koje se razvija dešavaju u spoljašnjim slojevima omotača više nego u embrionima. Bohner i Bangerth (1988) su ukazali da postoji korelacija između koncentracije citokinina u semenima ploda paradajza i deobe ćelija u tkivu koje ih okružuje. Međutim, nije poznato kako se citokinini akumuliraju u semenima i kako

regulišu deobe ćelija, jer se smatra da se u semenima ne sintetišu. Postoje pretpostavke da se citokinini transportuju od semena do tkiva koje okružuje semena regulišući deobu ćelija, a da se nakon toga razgrađuju ili da citokinini regulišu sintezu pozitivnih regulatora, koji se prenose u tkivo koje ih okružuje, koji su programirani da dovode do deobe ćelija u tkivu u kome se nađu.

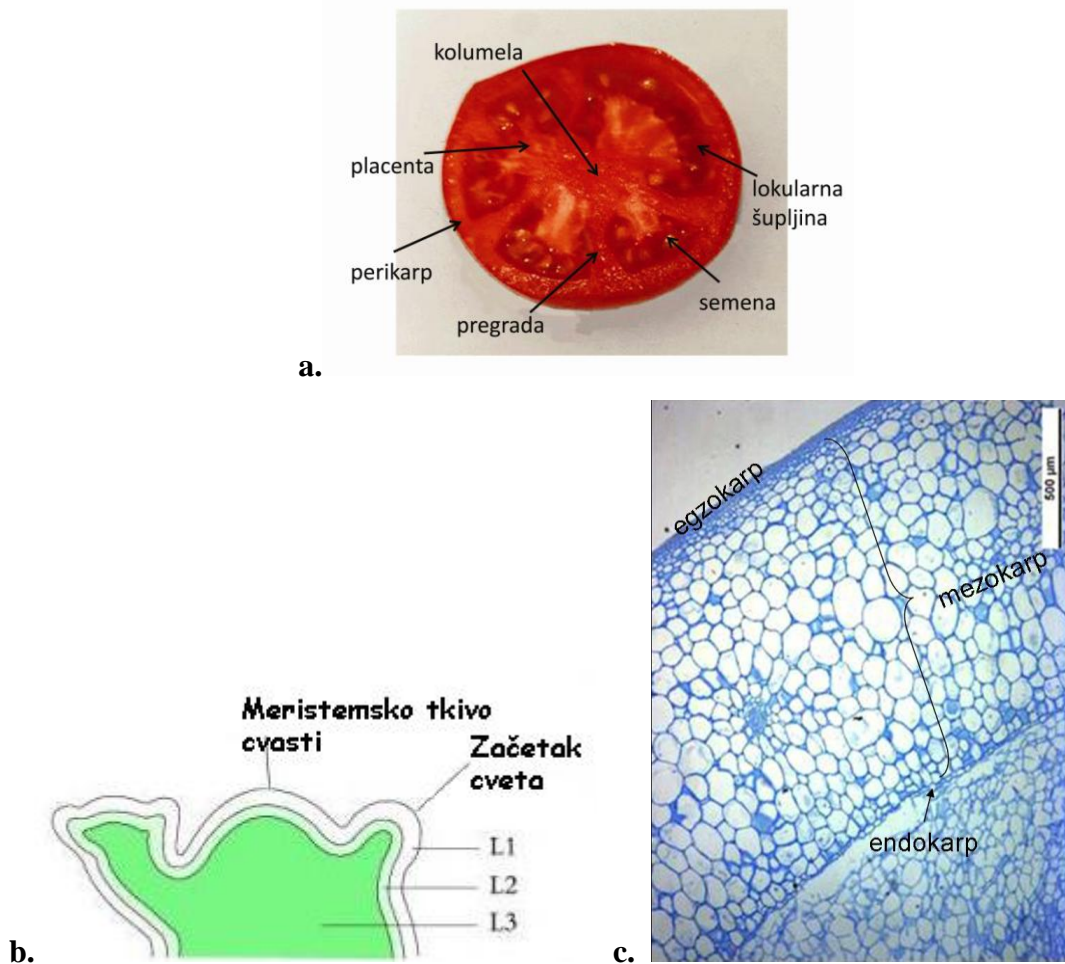
2.3.3. Razvoj perikarpa

Sa histološke tačke gledišta, konačna veličina ploda je rezultat zbira različitih tipova tkiva od kojih je sačinjen plod (Hammami i sar., 2011). Ukupni rast ploda je u najvećoj meri rezultat razvoja perikarpa, koji predstavlja više od dve trećine konačne mase ploda (Ho i Hewitt, 1986, Bertin, 2005).

MorfoGENETSKI procesi rasta i razvoja ploda se ostvaruju kroz četiri različite aktivnosti na nivou ćelija ploda: deoba ćelija, rast ćelija i diferencijacija i akumuliranje rezervnih supstanci (Gillaspy i sar., 1993). Klasična šema razvoja ploda paradajza, međutim, varira, pošto su mitotska aktivnost (Joubès i sar., 1999) i rast ćelija (Cheniclet i sar., 2005) vremenski i prostorno regulisani u odnosu na različite tipove tkiva unutar ploda.

Prema Huala i Sussex (1993) kod dikotiledonih biljaka postoje tri odvojena ćelijska sloja vršnog cvetnog meristema: L1, L2 i L3 (Slika 3a). Spoljašnji sloj, L1, će uvek formirati epidermis, stome i dlake, L2 će učestovati u formiranju subepidermalnog tkiva (kao što je npr. mezofil kod lista). Slojevi L1 i L2 predstavljaju omotač u kome se dešavaju pretežno antiklinalne ćelijske deobe, dajući veći broj slojeva tkiva. Ćelije postavljene u unutrašnjosti grade telo i dele se antiklinalnim i periklinalnim ćelijskim deobama. Smatra se da veličina i broj ćelija unutrašnjeg sloja L3 u stablovom apikalnom meristemu (Slika 3a) određuje veličinu cvetnog meristema i broj karpela kod paradajza. Studije sa interspecijskim himerama na vrstama *Lycopersicon esculentum* i *L. peruvianum*, koji se razlikuju u broju karpela u plodniku, ukazuje da su veličina cvetnog meristema tokom stvaranja karpela i konačnog broja karpela određeni L3 slojem ali ne i L1 i L2 slojevima (Slika 3a) (Szymkowiak i Sussex, 1992, Tanksley, 2004). Kod plodnika paradajza, karpele se formiraju sa preko 17-20 ciklusa ćelijskih deoba tokom perioda pre cvetanja, praktično bez rasta ćelija (Coombe,

1976, Ho, 1992) u L3 sloju cvetnog meristema. To je od značaja zato što najveći deo tkiva perikarpa, u slučaju ploda paradajza, postaje iz ćelija L3 sloja, dok slojevi L1 i L2 učestvuju u formiranju jednoslojnog epidermisa, subepidermalnog kolenhima i endokarpa kao i sloja sitnih ćelija postavljenih uz endokarp (Slika 3b).



Slika 3. a. Šematski prikaz osnovnih delova ploda paradajza **b.** Šematski prikaz L1, L2 i L3 slojeva cvetnog meristema, koji učestvuju u formiranju plodnika cveta i kasnije u građi perikarpa, po Huala i Sussex (1993) **c.** poprečni presek perikarpa sa osnovnim delovima

Ćelije subepidermalnog sloja se dele tokom čitavog razvoja ploda, dok je deoba ćelija u ostatku perikarpa paradajza ograničena na kraći period razvoja ploda (Bertin, 2005). Tokom faze rasta nastavlja se rast ćelija perikarpa sve do perioda pred samo zrenje, a ova faza u rastu ploda je zasnovana na rastu ćelija u longitudinalnoj, radijalnoj i tangencijalnoj ravni (Bourdon i sar., 2010). U longitudinalnoj ravni ćelije rastu paralelno sa najdužom osom ploda i najčešće su glavni faktor za razvoj izduženih

plodova kao što su plod krastavca i tikvice, dok radijalni rast doprinosi povećanju širine ploda, kao što je slučaj kod paradajza. Obzirom da rast ćelija nije uniformni proces, ćelije u različitim regionima ploda se često razlikuju u veličini, tako da zreli plodovi paradajza pokazuju veliki gradijent u veličini ćelija od površine ploda ka njegovom centru. Kod paradajza, krupne ćelije koje se nalaze u fazi deobe su lokalizovane u centralnom delu mezokarpa (Bünger-Kibler i Bangerth, 1983) i veoma rano prekidaju da se dele, dok se deoba ćelija i dalje zadržava u slojevima koji potiču od hipodermalnog tkiva, koje do kraja razvoja ostaju male. Smatra se da je najvećim delom rast ćelija perikarpa određen plastičnim, nepovratnim, promenama zapremine ćelije (Genard i sar., 2007), dok se elastične promene zapremine ćelija dešavaju zbog promena turgora, što objašnjava dnevno skupljanje tkiva i deformacije ćelijskog zida usled apsorpcije vode (Mingo i sar., 2003), nazivajući te promene hidrauličnim dnevnim promenama rasta ploda usled rastegljivosti ćelijskog zida.

Prostorno-vremenski šabloni razvoja ćelija ploda paradajza su slabo istraženi (Lamaire-Chamley i sar., 2005). Mehanizam usklađivanja deobe ćelija i njihovog rasta sa rastom ploda paradajza zasnovan je na postojanju tri-D-ciklin gena koji su izolovani iz mladih plodova paradajza. Tri-D-ciklin izaziva prevođenje signala koji dovode do rasta ploda preko deobe ćelija (Zhang i sar., 2014). Postoji mogućnost da pojedinačne ćelije imaju samostalne programe koji kontrolišu rast do određene veličine. Ovaj mehanizam na "nivou ćelije" ukazuje da formiranje konačne veličine ćelija određuje rast biljaka i biljnih organa. Postoji i druga mogućnost prema kojoj se rast ćelija kontrološe na nivou organa, što ukazuje da je sinteza citoplazme primarni proces, a deoba ćelija sekundarni proces koji održava ravnotežu odnosa DNK i citoplazme i podstiče rast ćelija. Koji od mehanizama rasta ćelija je tačniji teško je odrediti (Peter i Ruhu, 2008).

2.3.4. Morfo-fiziološki procesi i hormonska kontrola

Za rast plodova je dobro poznato da zahteva kombinaciju direktnog ili indirektnog dejstva nekoliko biljnih hormona rasta, kao što su auksin, giberelini i citokinini (Cowan i sar., 2001, 2005, Srivastava i Hia, 2005), koji utiču na procese deobe i rasta ćelija. Zahvaljujući kompleksnom uticaju ovih hormona, smatra se da ne mogu pojedinačni

regulatori rasta biti odgovorni za kompleksni proces kao što je formiranje ploda. Biljni hormoni imaju višestruku kontrolu razvoja organa koja se ogleda u variranjima njihovih koncentracija ali zavisi i osetljivosti određenog tipa tkiva na hormone (Cowan i sar., 2001).

Generalno je prihvaćeno da su auksini odgovorni za rast ćelija tkiva ploda (Rayle i Cleli, 1992), iako je kod većine plodova koncentracija auksina veća u ćelijama semena nego u okolnim ćelijama. Nekoliko studija partenokarpnih plodova ili plodova sa malim brojem semena (Gorguet i sar., 2005), ukazali su da je rast ćelija smanjen, tj. da auksini nisu u stanju da zamene semena kao stimulansi *in vitro* rasta ćelija plodova. Takođe, oplodjenje i rano formiranje ploda su pod uticajem giberelina i auksina produkovanih od strane klijajućeg polena (Gillaspy i sar., 1993). Auksin verovatno dovodi do povećanja rastegljivosti ćelijskog zida, što utiče na primanje i zadržavanje vode sa rastvorenim supstancama, kao što su kalijumovi joni (Fuchs i sar., 2006). Egzogeni auksin utiče na neoprašene cvetove lubenice tako što pospešuje i deobu ćelija i rast ćelija tkiva perikarpa (Cano-Medrano i Darnel, 1997). Maksimum sadržaja auksina u plodovima paradajza je zabeležen 10 daa i poklapa se sa početkom ćelijskog rasta (Varga i Bruinsma, 1986). Kod paradajza, drugi vrhunac auksinske akumulacije dešava se u finalnoj fazi razvoja embriona, oko 45 daa (Hoche i sar., 1992).

Uloga giberelina u razvoju ploda nije dobro proučena, ali se smatra da stimulišu ćelijsku deobu i održavaju ćelijski rast. Postoje rezultati koji ukazuju da se tokom razvoja ploda paradajza, dve visoke koncentracije akumulacije giberelina podudaraju sa ranom fazom ćelijske deobe i fazom rasta ćelija. Povećanje koncentracije giberelina tokom ćelijskog rasta dešava se tokom faze maksimalnog rasta ploda, kada se nivo auksina smanjuje. Za gibereline se smatra da povećavaju elastičnost ćelijskog zida i osmotski potencijal, a spoljašnja primena giberelina izaziva rast ćelija povećanjem rastegljivosti ćelijskog zida (Kezes i Setter, 1990).

Mehanizam kojim citokinini utiču na proces deobe ćelija u plodu nije potpuno poznat, ali se zna da mogu da regulišu procese u G2 fazi interfaze ili prelazak iz G2 u mitozu ćelijskog ciklusa (Cowan i sar., 2001). U odsustvu citokinina, ćelije mogu da se zadrže u prelaznoj fazi između G2 i mitoze, odlažući deobu ćelija na neko vreme. Kod paradajza, citokinini su pronađeni u semenima u razvoju, a jako malo u placenti i perikarpu. Još su Bohner i Bangerth (1988b) ukazali da se citokinini ne sintetišu u

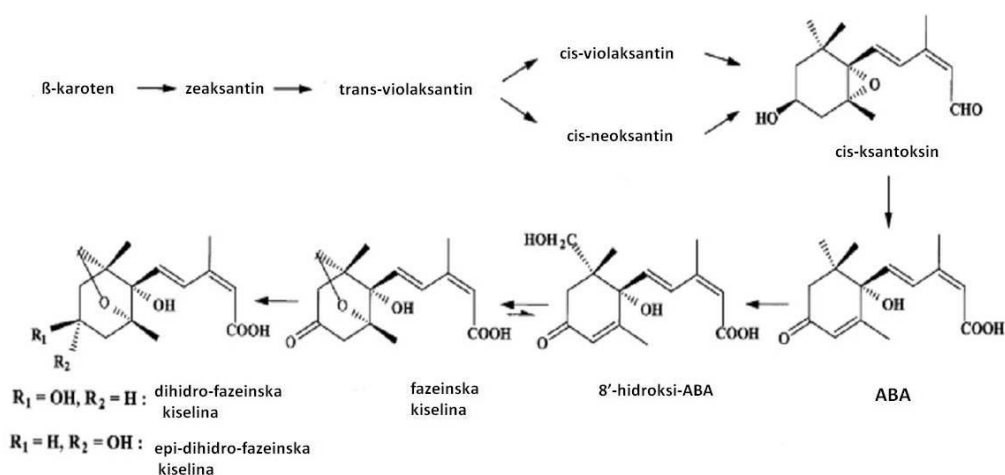
semenima, ali da semena regulišu njihov transport. Čak je moguće da određena količina citokinina napušta seme u fazi razvoja, regulišući deobu ćelija, ali brzo biva razgrađena u okolnom tkivu (Gillaspy i sar., 1993). U svakom slučaju, maksimalne koncentracije citokinina u semenu su zabeležene u ranoj fazi deobe ćelija.

Mutantne biljke kod kojih je smanjena sinteza pojedinih biljnih hormona mogu doprineti razumevanju uloge hormona u regulisanju rasta. Neki biljni hormoni regulišu deobu ćelija i rast ćelija, dok drugi verovatno doprinose rastu ćelija povezanom sa diferencijacijom ćelija, utičući na konačnu veličinu biljnog organa.

ABA je biljni hormon koji se sintetise kao odgovor na stresne uslove sredine, kako u uslovima abiotičkog stresa kao što su stres suše ili soli, tako i u uslovima biotičkog stresa (Sharp i sar., 2000). Pored regulatorne uloge u rastu i razvoju biljaka, uloge u mirovanju semena i adaptaciji biljaka na stresne uslove sredine, ABA ima značajnu ulogu i u promenama tokom kasnih faza razvoja ploda (Giovannoni, 2004, Nitsch i sar., 2012, Zhang i sar., 2009, Tonetto de Freitas i sar., 2011). Smatra se da je ABA inicijator zrenja ploda jabuke, jagode ili paradajza (Tonetto de Freitas i sar., 2011).

Posledice do kojih dolazi usled niske koncentracije ABA su dosta ispitivane na ABA mutantima paradajza (Srivastava i Handa, 2005, Rančić i sar., 2010, Rančić, 2011, Nitsch i sar., 2012). Kod paradajza postoje tri mutanta sa nižom koncentracijom ABA u odnosu na biljke divljeg tipa: *sitiens* (sit), *flacca* (flc) i *notabilis* (not) (Tal i Nevo, 1973, Linforth, 1990, Nitsch i sar., 2012). U skorije vreme (Galpaz i sar., 2008) je objavljeno da je sadržaj ABA kod ABA deficijentnih mutanata paradajza i za 75% manja nego u pojedinim biljnim organima kontrolnih biljaka. Zbog toga i vegetativni i reproduktivni organi mutantnih biljaka ne pokazuju normalan rast koji se uočava kod divljeg tipa (Nitsch i sar., 2012).

Kod genotipa *flacca* je blokiran poslednji korak puta biosinteze ABA (Slika 4) jer imaju mutaciju na genima koji kodiraju enzim za prevođenje ABA aldehida u ABA (Taylor i sar. 1988, Linforth i sar., 1990). Kada je *flacca* izložena stresu suše ABA-aldehid se redukuje u ABA-alkohol umesto da se oksiduje u ABA (Taylor i sar., 1988, Linforth i sar., 1990). Pošto je ABA-alkohol biološki neaktivan, ovo ne može da spreči dalji gubitak vode iz biljke (Linforth i sar., 1990).



Slika 4. Biosinteza ABA i glavni put katabolizma ABA kod viših biljaka (adaptirano prema Seta i sar., 2004)

Kod genotipa *flacca* ABA mutacija je tkivno specifična, obzirom da je koncentracija ABA u izdanku zastupljena sa 23%, u ksilemu 22%, dok je u korenu 67% u poređenju sa količinama ABA kod divljeg tipa (Sagi i sar., 1999). Kako je koncentracija ABA u ksilemu značajno manja kod *flacca* nego kod divljeg tipa, to ukazuje da ova mutacija utiče i na transport ABA od korena kroz stablo ka listovima (Sagi i sar., 1999).

Flacca pokazuje tendenciju ka kovrdžanju listova u poređenju sa divljim tipom, što je verovatno rezultat prekomerne transpiracije izazvane abnormalnim ponašanjem stoma zbog nedovoljne količine ABA u listovima (Tal, 1966, Imber i Tal, 1970, Neil i Horgan, 1985, Sagi i sar., 2002). Niža koncentracija endogene ABA kod *flacca* rezultuje većim otvaranjem stoma i povećanjem stomalne transpiracije na nivou cele biljke (Tall 1966, Neill i Horgan 1985, Jones i sar. 1987). Transpiracija biljaka *flacca* je tri puta veća nego kod divljeg tipa (Neill i Horgan, 1985) i *flacca* ima tendenciju da lako vene (Tal, 1966, Chen i sar., 2002). Ovi gubici vode dovode do visokog vodnog deficita u listovima, čak i u uslovima kad je zemljište optimalno snabdeveno vodom.

Koncentracija ABA u listovima divljeg tipa izražena u nmol po gramu sveže mase lista iznosi $1,52 \pm 0,5$, a u listovima *flacca* je $0,39 \pm 0,08$ nmol/g (Neill i Horgan, 1985). Interesantno je da iako je koncentracija ABA u ksilemskom soku nadzemnog dela *flacca* za oko 23% manja u odnosu na količinu ABA divljeg tipa, koncentracija ABA u ksilemskom soku korena *flacca* je samo oko 67% manja u odnosu na

koncentraciju divljeg tipa (Sagi i sar., 1999). Cornish i Zeevaart (1988) su primetili da i divlji tip i *flacca* sadrže manju količinu ABA u korenu nego u turgidnim listovima. Prema ovim autorima relativno povećanje ABA u toku suše u korenu divljeg tipa se povećava oko 6,3 puta a u listovima divljeg tipa oko 2,6 puta, dok kod *flacca*, slično kao i u studiji Sagi i sar. (1999), ne dolazi do povećanja količine ABA ni u korenu ni u listovima u uslovima suše.

Pored sveukupnog smanjenja rasta vegetativnih delova uočeno je da *flacca* takođe ima i redukovan rast plodova. Težina ploda je značajno manja kod *flacca* u odnosu na divlji tip (Rančić i sar., 2010, Nitsch i sar., 2012), što ukazuje na to da ABA nije samo odgovorna za rast vegetativnih organa, već takođe i za razvoj ploda i njegovo zrenje. Smatra da je ABA odgovorna za povećanje unosa asimilata ka plodu (Kondo i Gemma, 1993; Kojima i sar., 1993; Buta i Spolding, 1994), pa su iz tog razloga plodovi divljeg tipa veći od plodova *flacca*. Redukovana je veličina svih delova zrelog ploda *flacca* u odnosu na divlji tip: placente, šupljina i perikarpa (Nitsch i sar., 2012). Manja koncentracija ABA kod *flacca* plodova nije u korelaciji sa promenama u količini auksina, ali je povezana sa povećanjem koncentracije etilena tokom razvoja. Plodovi *flacca* nemaju samo redukovanu koncentraciju ABA već takođe povećan nivo etilena, što ukazuje da ABA stimuliše rast ploda smanjujući nivo etilena (Nitsch i sar., 2012). Efekat ABA na zrenje plodova uočava se u tome što se prelazak iz zelene faze ploda u crvenu dešava sporije i kasnije kod ABA mutanata u odnosu na plodove koji pripadaju divljem tipu (Rodrigo i sar., 2003). Kod divljeg tipa paradajza maksimalna koncentracija ABA se poklapa sa postizanjem maksimalne brzine rasta ploda (Gillaspy i sar., 1993).

2.3.5. Savremeni anatomski koncept praćenja dinamike razvoja plodova

Već dugo se traga za metodama koje bi obezbedile dovoljno informacija o veličini pojedinih biljnih organa. Kvalitativne i kvantitativne analize koje bi mogle da doprinesu novim saznanjima o veličini biljnih organa se ubrzano razvijaju na objektima kao što su plodovi (Considine i Knox, 1981, Cong i sar., 2002, Cheniclet i sar., 2005, Devaux i sar., 2008, McAtee i sar., 2009).

Veličina ćelija se najčešće opisuje linearnim dimenzijama, npr. prečnikom ili obimom ćelija na anatomskim presecima, koji daju samo uopšenu vrednost zapremine ćelija, mada je često potrebna analiza dobijenih karaktera kojim bi se opisao oblik ćelija. Trenutno postoji nekoliko metoda za merenje veličine ćelija, koje se baziraju na presecima tkiva (Cong i sar., 2002, Cheniclet i sar., 2005, Devaux i sar., 2008) ili na enzimskoj razgradnji tkiva (Tukey i Young, 1939, Sugiura i sar., 1995, McAtee i sar., 2009). Ni jedna od metoda nije idealna za ispitivanje broja ćelija velikih plodova i obe metode zahtevaju dosta vremena za pripremu tkiva, pa tako npr. metoda enzimskog razdvajanja ćelija zahteva 24-48 časova, a ostale i po više dana. Metoda merenja ćelija sa histoloških preseka, zahteva utrošak većeg broja hemikalija i podrazumeva fiksiranje biljnog materijala, kalupljenje u parafin, sečenje i bojenje uzoraka na kojima ćelije često ne izgledaju sferične, zbog toga što ravan sečenja određuje veličinu i oblik ćelije. Metoda maceracije hemijskim ili enzimskim tretmanom je nešto brža, a zasniva se na rastvaranju pektina srednje lamele ćelijskog zida što dovodi do oslobađanja pojedinačnih ćelija u rastvor. Separacija ćelija je moguća i tretiranjem tkiva rastvorom koji sadrži hromnu kiselinu (Brown i Rickless, 1949) ili kombinaciju hromne i azotne kiseline, primenom natrijum-karbonata (Jarvis i sar., 1981) ili upotrebom enzima. Metoda sa primenom enzima je do sada testirana na tkivu sočnih plodova paradajza (Bertin i sar., 2002), jabuke (McAtee i sar., 2009), dinje i kivija i omogućava dobijanje podataka o broju, veličini i obliku ćelija.

Ćelije plodova, kako sa histoloških preseka ili u rastvoru nakon maceracije, se mogu analizirati sa fotografija dobijenih kamerom povezanom sa mikroskopom (Guillemin i sar., 2004). Najčešći pristup u kvantitativnoj histologiji je posmatranje tkiva kao kolekcije razdvojenih ćelija i opisivanje svake ćelije kao geometrijske figure sa skupom osobina kao što su površina, obim, prečnik, ispupčenost i pozicija (Legland i sar., 2008). Za sočne plodove, taj pristup dovodi do nekoliko problema jer su posmatranja ćelija sočnih plodova često ograničena na region na kome je lako izolovati i prepoznati tkivo (najčešće ekvatorijalni region). Kod većine istraživanja heterogenost ćelija unutar ploda se ne uzima u konačni proračun, već se u obzir najčešće uzimaju merenja samo ćelija mezokarpa, kao što je to bio slučaj kod ploda koštunica (Scorza i sar., 1991, Yamaguchi i sar., 2002, 2004, Olmstead i sar., 2007). Za krupne parenhimske ćelije perikarpa, posmatranje velikog broja ćelija zahteva dosta vremena i

pripremu većeg broja susednih slika za rekonstrukciju regiona od interesa (Guillemin i sar., 2004). Rezultati dobijeni ovakvim tipom istraživanja retko mogu biti ekstrapolirani na ceo plod, pa je odabir metode za izolovanje i merenje ćelija ploda jako bitan za kasnu interpretaciju rezultata. Najčešće se pribegava pripremi preseka tkiva dobijenih pomoću mikrotoma, čime se postiže debljina preseka od 3 do 8 μm . Ovako dobijene slike preseka perikarpa, pored merenja veličine ćelije, omogućavaju opisivanje i merenje većeg broja osnovnih anatomskih parametara poput npr. debljine perikarpa i njegovih delova.

2.4. Efekti suše i adaptivni mehanizmi biljaka

U poslednjih nekoliko decenija mnogo toga je urađeno na polju istraživanja strategija biljaka u kontroli vodnog statusa u uslovima suše, odnosno na proučavanjima fizioloških i biohemijskih procesa koji se nalaze u osnovi odgovora biljaka na stres suše (Chaves i sar., 2003). Vodni deficit utiče na širok dijapazon reakcija biljaka, od ekspresije gena i promena u metabolizmu na nivou ćelije, do promena u brzini rasta i produktivnosti. Ovi odgovori mogu se javiti u roku od nekoliko sekundi (npr. promena u fosforilaciji proteina), minuta i sati (promene u ekspresiji gena) ili nekoliko dana (npr. sušenje listova).

Pod otpornošću na sušu u poljoprivrednom smislu se podrazumevaju svi adaptivni mehanizmi koji sprečavaju redukciju prinosa (Pekić, 1989). Mehanizmi koji omogućavaju biljci da preživi stres se najčešće nazivaju rezistentnost ili otpornost. Oni obuhvataju različite fiziološke, metaboličke i molekularne procese i morfo-anatomske karakteristike koje biljkama omogućavaju da budu tolerantne na stres (proces adaptacije i aklimatizacije) ili da ga u potpunosti izbegnu (mehanizmi izbegavanja stresa).

Adaptacija se ispoljava kao dugotrajan efekat kroz niz evolutivnih mehanizama na nivou gena u nizu populacija i tokom više generacija. U sredini koja je izložena stresu specifični genotipovi sa odgovarajućom kombinacijom gena koja omogućava preživljavanje i reprodukciju postaju dominantni u populaciji. Na taj način su populacije kroz evolucione procese razvile genetički sistem adaptacije na određene uslove sredine. Nasuprot tome postoji aklimatizacija kao fenotipski odgovor na različite kombinacije

spoljašnjih faktora. Ona predstavlja morfo-anatomsku i fiziološku prilagođenost na nivou genotipa, u kraćoj vremenskoj skali i bez genetičkih promena (Stikić i sar., 2010).

Biljke razvijaju određene strategije na sušu izbegavanjem ili tolerancijom (aklimatizacijom ili adaptacijom) na novonastalih uslova vodnog deficita (Turner i sar., 1985). Biljke mogu da preživljavaju sušu i kroz kombinaciju ovih strategija (Lodlow, 1989), jer odgovor biljke na stres zavisi od genotipa, aklimatizacije na ranije izlaganje stresu, faze rasta i dela biljke koji je izložen stresu (Munné-Bosch i Alegre, 2004).

Biljke mogu da izbegnu vodni deficit ispoljavajući visok stepen "razvojne plastičnosti", tako da su sposobne da završe životni ciklus pre nego što se pojavi vodni deficit, tj. kroz strategiju izbegavanja uticaja suše završetkom reproduktivne faze pre ispoljavanja stresa. Završetak reproduktivne faze u uslovima vodnog deficita je povezan sa sposobnošću biljaka da sintetišu i akumuliraju rezervne supstance u stablu ili korenu i da ih potom transportuju i koriste za obrazovanje plodova, što je utvrđeno kod trava (Chaves i sar., 2002). Rezultati Chaves i sar.(2003) su pokazali i da takva sposobnost kod biljaka u suši znatno raste. Sposobnost redukcije ćelijske deobe usled nepovoljnih uslova sredine ne omogućava samo očuvanje energije i metabolita u nepovoljnim uslovima već takođe može ograničiti rizik od mogućih oštećenja biljaka (Lindstrom i sar., 2007). Biljke takođe mogu podnositi uslove suše izbegavajući dehidraciju tkiva, tako što održavaju vodni potencijal tkiva što je moguće višim ili tako što tolerišu nizak vodni potencijal u tkivu. Izbegavanje dehidracije podrazumeva minimiziranje gubitka vode (postize se zatvaranjem stoma, redukcijom svetlosne apsorbance kroz uvijanje listova, prisustvom gustog sloja dlaka na listovima koji povećava odbijanje svetlosti ili smanjenjem površine listova) i maksimalno usvajanje vode zahvaljujući intenziviranom rastu korenovog sistema (Chaves i sar., 2002).

Na nivou cele biljke suša dovodi do smanjenja intenziteta fotosinteze i usporavanja rasta korena i listova zbog postojeće kompeticije za asimilate proizvedene u listovima, kao i za vodu i mineralne supstance usvojene korenom. Zbog toga u uslovima vodnog deficita rast nadzemnog dela biljke često postaje inhibiran, a rast korena vrlo često favorizovan (Hsiao i Xu, 2000). U ovakvim uslovima nastali rast korena je posledica brzog osmotskog prilagođavanja koji omogućava delimični oporavak turgora i ponovno uspostavljanje gradijenta vodnog potencijala za usvajanje vode (Hsiao i Xu, 2000).

Kanali za vodu (akvaporini) obrazovani na nivou ćelija korena potpomažu usvajanje i radialni transport vode u suši i posle oporavka biljaka od suše (Martre i sar., 2002; Maurel i Chrispeels, 2001). Smatra se da je sposobnost korena da nastavi usvajanje vode i u uslovima niskog vodnog potencijala u korelaciji sa akumulacijom ABA (Wilkinson i Davies, 2002). Kod listova se osmotsko prilagođavanje javlja sporije u odnosu na koren, tako da suša dovodi do upadljive redukcije rasta listova, kroz manju površinu ali veću debljinu (Rančić, 2011). Tolerancija na nizak vodni potencijal lista podrazumeva osmotsko prilagođavanje i na morfo-anatomskom nivou ćelija koje se manifestuje kroz pojavu čvršćih ćelijskih zidova ili smanjenje veličine ćelija (Chaves i sar., 2003).

2.4.1. Suša i paradajz

Paradajz je biljka koja je osetljiva na nedostatak vode, koji predstavlja jedan od najznačajnijih faktora koji smanjuje proizvodnju i u našoj zemlji i u svetu, pa je za prinos paradajza u mnogim zemljama neophodno dodatno navodnjavanje radi postizanja optimalnih prinosa (Fereses i Soriano, 2007). Odgovor biljaka na vodni deficit zavisi od genotipa, intenziteta i trajanja nedostatka vode, tipa zemljišta, starosti i faze razvoja biljaka, kao i vrste organa i tkiva (Bray, 1997). Suša najviše utiče na smanjenje prinosa u ranim vegetativnim fazama formiranja rasada. Najveća osetljivost na sušu i postizanje optimalnog prinosa paradajza je faza cvetanja i rasta plodova (Pulupol i sar. 1996, Benton, 1999) jer se u uslovima suše smanjenjuje broj plodova (Zegbe i sar., 2007). Adekvatno navodnjavanje u toku faze cvetanja i plodonošenja povećava prinos paradajza za 55-87% (Wudiri i Henderson, 1985). Proučavanja brzine rasta plodova paradajza su pokazala da uslovi vodnog deficita smanjuju prečnik plodova kao i ukupan prinos plodova po biljci (Savić, 2008). Potrebe paradajza za vodom variraju od 670-1720 mm po m² (Takač i sar., 2007). Najveća količina vode se usvaja iz sloja zemljišta dubine do 70 cm. Kada vlažnost zemljišta na toj dubini padne ispod 70-80% poljskog vodnog kapaciteta, dolazi do usporavanja rasta biljaka paradajza.

Uprkos poznavanju značaja vode za razvoj vegetativnih i reproduktivnih biljnih organa, uzajamni odnosi između vodnog statusa biljaka i razvoja plodova paradajza su

još uvek nedovoljno istraženi. Do sada je ispitivan uticaj temperature i svetlosti na rast ploda paradajza (Pearce i sar., 1993, Adams i sar., 2001, Sato i sar., 2001, Bertin i sar., 2005, Fanwoua i sar., 2012, Okello Ongom i sar., 2012), ali je malo pažnje posvećeno uticaju vodnog deficita na procese deobe (Ripoll i sar., 2014) i rasta ćelija ploda paradajza (Savić, 2008, Rančić, 2011, Marjanović i sar., 2012). Osim toga, postoji malo informacija o uticaju vodnog deficita na deobu i rast ćelija perikarpa, iako se zna da na trajanje procesa deoba ćelija mogu da utiču pojedini abiotički faktori (Granier i Tardieu, 1999; Granier i sar., 2000). Efekti vodnog deficita na rast reproduktivnog tkiva (Syvertsen, 1990) se ostvaruju ili kroz uticaj na deobu ćelija (Schuppler i sar., 1998) ili kroz uticaj na veličinu ćelija, odnosno proces njihovog rastezanja (Đaković i Jovanović, 2003) i zavise od stepena i trajanja suše. Ovi procesi zavise i od faze ontogeneze u kojoj se deficit ispoljava tako da ista količina vode za navodnjavanje primenjena u različitim fazama razvoja ispoljava različite efekte na veličinu ploda (Bray, 1997, Fereres i sar., 2003, Naor i sar., 2008). Postoje podaci i da nedostatak vode usporava rast ploda i smanjuje konačnu veličinu ploda paradajza (Pulupol i sar., 1996, Davies i sar., 2000, Mingo i sar., 2003, Savić i sar., 2008, Pervez i sar., 2009). To je utvrđeno i kod plodova paprike, jabuke, masline, avokada, kruške i citrusnih plodova (Katerji i sar., 1993, Miller i sar., 1998, Caspari i sar., 2004, Rapoport i sar., 2004, Dorjia i sar., 2005, Marsal i sar., 2000, Sanches i sar., 2010). Postoje i rezultati koji ukazuju da umereni deficit vode primenjen, na primer, u ranim fazama razvoja ploda (tokom faze deobe ćelija), ne utiče na rast ploda paradajza (Ruiz-Sanchez i sar., 2010), breskve (Mahou i sar., 2005), masline (Rapoport i sar., 2004, Gucci i sar., 2009, Rosati i sar., 2011), kruške (Marsal i sar., 2000).

2.5. Primena metoda redukovano navodnjavanja kod paradajza

Deficit navodnjavanja (DI) je tehnika razvijena od strane Chalmers i sar. (1981), a od tada je uticaj DI na prinos i kvalitet proučavan kod različitih gajenih vrsta (Dong i sar., 2006), kod breskve (Chalmers i sar., 1981), kruške (Chalmers i sar., 1986, Mitchell i sar., 1986), azijske kruške (Behboudian i sar., 1994) i grejpfruta (Cohen i Goell, 1988). DI metoda je primenjivana i za navodnjavanje paradajza. Prema prethodnim istraživanjima na paradajzu, DI tretman dovodi do smanjenja prinosa plodova (Pulupol i

sar., 1996, Rančić, 2011) kroz povećanje abortivnosti u fazi cvetanja, a samim tim i smanjenja broja plodova (Zegbe i sar., 2007).

Primena sistema delimičnog sušenja zone korena (PRD) su započela kada su Grimes i sar. (1968) u SAD na polju pamuka vršili naizmenično zalivanje pomoću brazdi. Zatim su istraživanja nastavljena od strane Sepaskhah i sar. (1976), Sepaskhah i Amin-Sichani (1976), Samadi i Sepaskhah (1984) na mahunarkama u Iranu (Sepaskhah i Ahmadi, 2010). Obimnija istraživanja o PRD su sprovedeni i u Australiji na vinovoj lozi (Loveys i sar., 2000, Kriedmann i Goodwin, 2003), na krompiru (Liu i sar., 2006, Shahnazari i sar., 2007, Saeed i sar., 2008) kao i kod drvenastih vrsta (Kang i Zhang, 2004, Kirda i sar., 2004, Leib i sar., 2006, de la Hera i sar., 2007), a poslednjih 10-ak godina se u Srbiji u stakleničkim uslovima primenjuju i na paradajzu (Stikić i sar., 2003, Savić, 2008, Rančić, 2011, Marjanović i sar., 2012) i krompiru (Bročić i sar., 2009).

Generalno se smatra da PRD izaziva smanjenje rasta paradajza, ali ne i prinosa, iako količina vode potrebna za navodnjavanje može biti smanjena i za 50% u poređenju sa optimalno navodnjavanim biljkama (Loveys i sar., 2000; Zegde i sar., 2004). Za PRD je pokazano i da značajno povećava efikasnost korišćenja vode (70%) i kvalitet plodova, kroz povećanje koncentracije šećera (Stikić i sar., 2010, Zegbe i sar. 2007). Nasuprot ovome, nekoliko studija pokazalo je da dejstvo PRD može da utiče i tako da značajno smanjuje prinos paradajza (Topcu i sar., 2007, Tahiri i sar., 2007).

U literaturi postoje i često suprotni rezultati o uticaju PRD i DI na razvoj ploda paradajza. Poznato je da kod paradajza, kao i kod većine plodova, vodni deficit dovodi do formiranja manjih ćelija perikarpa, dok broj ćelija ploda u uslovima DI ne mora da bude promenjen. Sa druge strane ne postoje rezultati koji ukazuju na to kako PRD tretman utiče na veličinu i broj ćelija perikarpa ploda, obzirom na to da PRD tretman može da dovede do formiranja plodova koji su manji ili bez razlika u veličini u poređenju sa plodovima u tretmanu optimalnog navodnjavanja. U osnovi tih razlika je to što dobijeni rezultati uglavnom zavise od količine vode kojom su zalivane biljke u PRD i DI tretmanima, ali i od sorte paradajza i faze organogeneze u kojoj su PRD i DI primenjeni.

3. NAUČNI CILJ ISTRAŽIVANJA

Naučni cilj ovih istraživanja je bio da se detaljno prouče morfo-anatomske i citološke procese koji su u osnovi rastezanja i razvika plodova paradajza u optimalnim uslovima vodnog režima i pod dejstvom suše. Takva morfo-anatomska ispitivanja kod plodova paradajza, ali i drugih kultura, do sada nisu obavljena iako bi mogla da doprinesu razumevanju efekata suše na razvoj i rastezanje plodova. Cilj je bio i da se ispita efekat metoda redukovanog navodnjavanja na strukturu ploda, anatomske karakteristike perikarpa i razvoj ćelija perikarpa, a što je od značaja za razumevanje efekata ovih metoda na rastezanje i razvoj plodova paradajza. U ova istraživanja pored sorte Ailsa Craig je bio uključen i mutant *flacca* koji je deficitaran u količini stres hormona ABA. To je imalo za cilj da se utvrdi kako se nedostatak ovog hormona, ključnog za reakcije biljaka na sušu, odražava na razvoj i morfo-anatomsku građu plodova paradajza.

U istraživanjima su korišćene najsavremenije anatomske metode i softverski paketi koji su omogućili praćenje dinamike deobe i rastezanja različitih ćelija u okviru tkiva plodova paradajza. To je doprinelo razumevanju ovih procesa, kako na ćelijskom nivou, tako i na nivou celih plodova. Ove metode su prvi put korišćene za ispitivanje efekata suše i deficita navodnjavanja na razvoj plodova paradajza, ali je za očekivati da će se one koristiti za ispitivanja i kod drugih kultura, i doprineti razumevanju efekata ne samo suše već i drugih abiotičkih ili biotičkih stresnih faktora na razvoj plodova.

4. MATERIJAL I METODE

Ekperimentalni deo istraživanja izveden je na Poljoprivrednom fakultetu Univerziteta u Beogradu, u fitotronskoj komori, Laboratoriji za histologiju, Mikroskopskoj laboratoriji i Laboratoriji za agrohemiju i fiziologiju biljaka u tri ponovljena eksperimenta tokom 2009., 2010. i 2011. godine, kao i u laboratorijama INRA instituta: Planntes et Systemes de Cultures Horticoles, INRA-Institut National de la Recherche Agronomique u Avinjonu, Francuska i Biologie du Fruit et Pathologie, INRA, Bordeaux, Francuska tokom 2009., 2011. i 2012. godine.

4.1. Biljni materijal

Za istraživanja su korišćena dva genotipa paradajza (*Lycopersicon esculentum* Mill.), čija su semena dobijena sa Univerziteta u Lankasteru, UK:

- Ailsa Craig, divlji tip (WT) i
- njegov ABA mutantni genotip *flacca*, koji se odlikuje smanjenom sposobnošću sinteze biljnog hormona abscisinske kiseline (ABA).

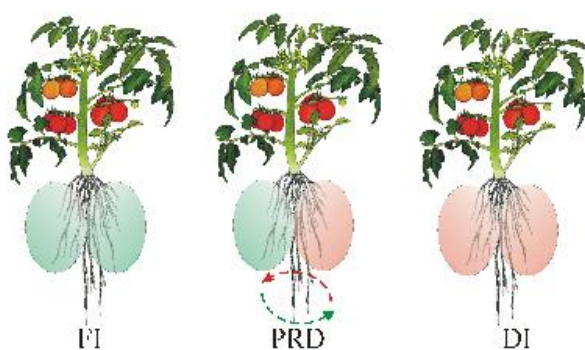
4.2. Uslovi gajenja, tretmani zalivanja

Biljke su gajene u fitotronskoj komori Poljoprivrednog fakulteta, iz semena u komercijalnom kompostu (Potground H, Klasmann-Deilmann, Germany) u kontrolisanim uslovima sa fotoperiodom od 14 h, osvetljenošću (PAR) $300 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, temperaturom 25/18°C i relativnom vlažnošću vazduha od 70%. Mlade biljke su optimalno zalivane oko mesec dana tj. do pojave petog lista (Slika 5a). Zatim su presađene u veće saksije (visine 65 cm, prečnika 20 cm, zapremine 20dm^3) koje su vertikalnom pregradom podeljene na dve jednake polovine (Slika 5b).



Slika 5. Klijanci u malim saksijama (a), merenje sadržaja vode u supstratu pomoću TDR probe (b) i izgled komore sa biljkama (*flacca* u sredini, divlji tip sa leve i desne strane) (c)

Prilikom presađivanja jedna polovina korenovog sistema stavljena je sa jedne strane, a druga polovina korena sa druge strane pregrade. Na taj način korenov sistem svake biljke je podeljen na dva hidraulično izolovana dela i čime je omogućeno istovremeno zalivanje jedne i zasušivanje druge polovine korenovog sistema. Sedam dana nakon presađivanja, kada su se biljke ukorenile, primenjena su sledeća tri tretmana zalivanja: optimalno, kontrolisana suša i delimično sušenje zone korenova (Slika 6).



Slika 6. Šematski prikaz načina zalivanja biljaka (prema Savić, 2008.)

- Kod optimalno zalivanih biljaka (eng. full irrigation-FI) ceo korenov sistem je zalivan do sadržaja vode blizu zemljišnog kapaciteta (zapreminski sadržaj vode od 35%) svakog jutra u 09:00 h.
- Kod biljaka izloženih deficitu navodnjavanja (eng. defficit irrigation-DI) zalivan je takođe ceo korenov sistem, ali do sadržaja vode zemljišnog kapaciteta koji je dostizao vrednosti od 15-20%.
- Biljke izložene delimičnom sušenju zone korena (eng. partial root-zone drying-PRD) su zalivane tako da je zalivana samo jedna strana korenovog sistema tako da sadržaj vode bude blizu zemljišnog kapaciteta (sadržaj vode od 35%), dok druga strana korenovog sistema nije zalivana. Zamena strana je vršena kada sadržaj vode u nezalivanoj strani padne ispod 15-20% i tako naizmenično do kraja ogleđa. Treba napomenuti da kriterijum za količinu vode koja se dodavala u PRD zalivanu stranu nije računat na osnovu količine vode kojom se zalivaju biljke u FI, već na osnovu izmerenih vrednosti sadržaja vode u supstratu PRD zalivane polovine korenovog sistema.

4.3. Merenje sadržaja vode u zemljištu

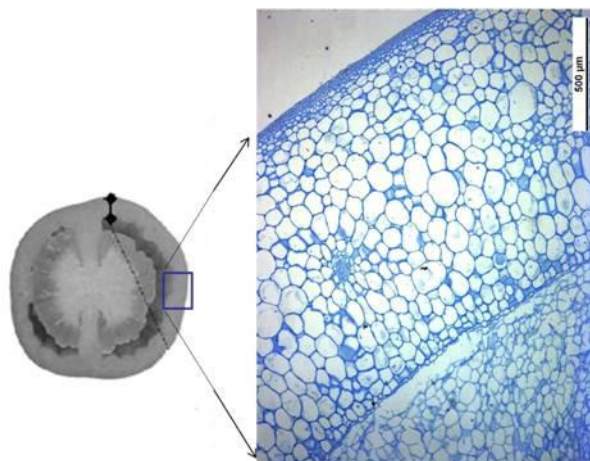
Sadržaj vode u supstratu je meren pomoću TDR probe (Time domain reflectometer, TRASE, Soil Moisture Equipment Corp., USA) sondama dužine 20 cm koje su bile postavljene u sredinu svakog odeljka saksije ili pomoću teta probe (ML2X, Delta-T Device, Ltd, UK).

4.4. Morfološka analiza ploda paradajza

Starost ploda u danima (daa-eng. days after anthesis) je računata od faze cvetanja, tj. od momenta kada je cvet bio potpuno otvoren. Morfološka analiza plodova u različitim fazama razvoja ploda obuhvatila je merenja prečnika plodova (digitalnim nonijusom, Plastical Ltd, UK), na osnovu tih vrednosti je preračunata brzina rasta ploda u mm/danu, a mereni su i sveža i suva masa ploda kao i sveža masa perikarpa plodova starosti 8, 10, 12, 20, 39, 42, 44 i 55 daa. Suva masa plodova je dobijena sušenjem plodova u sušnici (Thermo Scientific, Heareaus) na 85°C tokom 24-48h.

4.5. Anatomska istraživanja perikarpa paradajza

Za anatomska analizu ploda uzimani su uzorci plodova različite starosti, od 3, 5, 8, 10, 12, 20, 39, 42, 44 daa kao i faza zrelog ploda (55 daa). Za anatomska analizu ploda uzimani su uzorci plodova sa treće ili pete cvetne grane ne vodeći računa o položaju ploda na cvetnoj grani, i to uzorci celog ploda kada je u pitanju plod starosti 3, 5, 8, 10 i 12 daa *flacca* genotipa, dok je kod starijih plodova, od 20 daa zaključno sa fazom zrenja kod divljeg tipa i *flacca* mutanta, uziman uzorak perikarpa od oko 1x1 cm² iz ekvatorijalne oblasti ploda. Deo perikarpa iz ekvatorijalnog regiona ploda sa anatomskih preseka prikazan je na Slici 7. Od anatomskih parametara praćeni su: ukupna debljina i broj slojeva ćelija perikarpa, egzokarpa, mezokarpa i endokarpa, izbegavajući merenja ovih parametara u delovima perikarpa u kojima su smešteni provodni snopići.



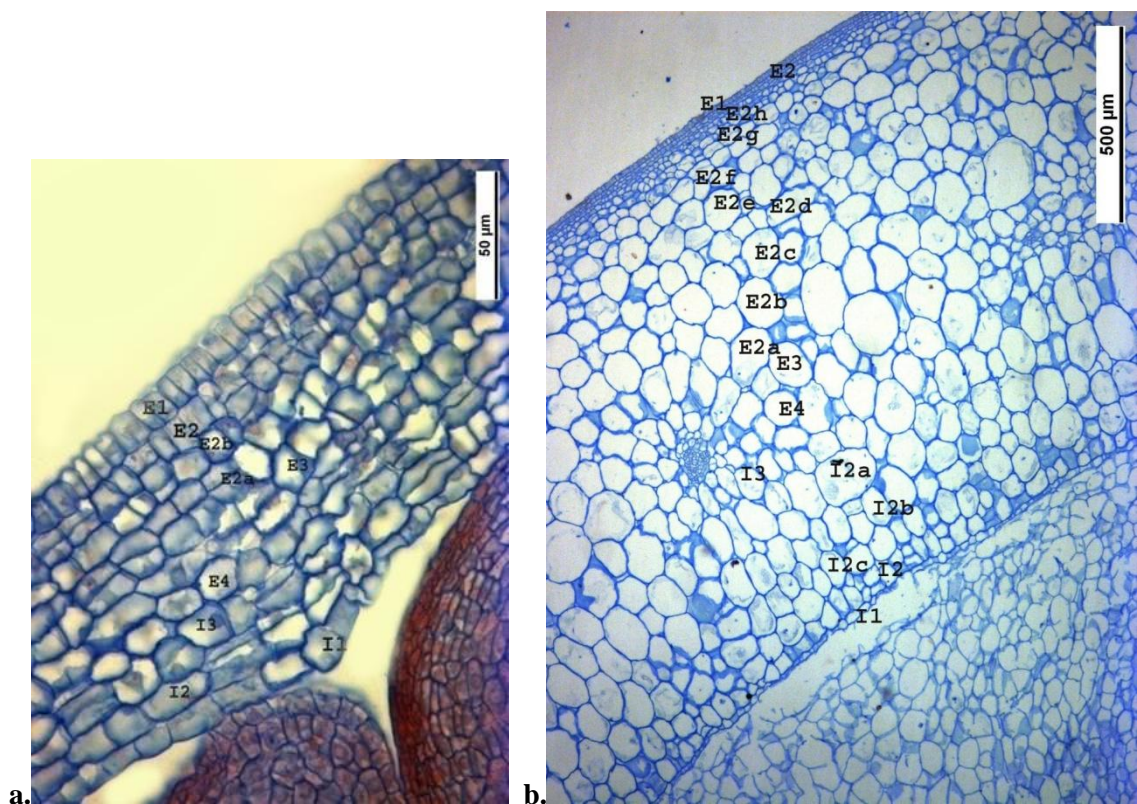
Slika 7. Region ploda sa koga je uziman uzorak za anatomska analizu perikarpa

4.5.1. Parafinska metoda

Preseci plodova za svetlosnu mikroskopiju su pripremljeni u skladu sa standardnom parafinskom procedurom (Ruzin, 1999). Uzorci plodova su fiksirani u FAA (formalin 5 mL, sirćetna kiselina 5 mL, i 90 mL 70% etanola) 24 časa, a dehidratacija je urađena pomoću automatskog tkivnog procesora (Leica TP1020) provođenjem kroz seriju rastvora etanola rastuće koncentracije i kroz ksilol. Nakon impregnacije tkiva parafinom (Histowax, 56-58°C) uzorci su ukalupljeni u plastične kasete, ohlađeni na hladnoj ploči (Leica EG1130), a zatim sećeni na debljinu od 5-8μm klizećim mikrotomom (Leica SM 2000 R). Deparafinizacija preseka je izvršena

uranjanjem pločica u ksilol, a zatim su preseći rehidratirani kroz seriju rastvora etanola i tkivo je obojeno histološkim bojama safraninom (safranin) i alcijan plavim (alcian blue). Procesi deparafinizacije, rehidratacije i bojenja, a zatim ponovne dehidratacije preseka su urađeni pomoću aparata za automatsko bojenje (Leica ST4040), nakon čega je Kanada balzomom na predmetne pločice zalepljena pokrovná pločica. Preseći pripremljeni za svetlosnu mikroskopiju su posmatrani Leica DMLS mikroskopom i slikani digitalnom kamerom (Leica DC 300). Sva merenja na mikrografijama su obavljena pomoću softverskog paketa Leica IM 1000 ili su uzorci posmatrani objektivom koji uvećava 2x na mikroskopu Eclipse E800, Nikon i slikani digitalnom kamerom Photometric cool snap HQ².

Veličina ćelija je merena sa anatomskih preseka plodova korišćenjem softverskog paketa Image J (Rasband, 1997-2009, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>). U slučajevima kada je bilo potrebno da se presek perikarpa slika iz nekoliko zavisno povezanih delova, spajanje delova slika u jednu, koja je predstavljala kontinuirani deo perikarpa, je vršeno u programima Image J ili Image pro plus, Media cybernetics, Bethesda, USA. Prosečna veličina ćelija je određivana metodama sličnim onim koje su koristili Cong i sar. (2002), Liu i sar. (2003) i Cheniclet i sar. (2005). Pojedinačna veličina ćelija na anatomskim presecima je računata korišćenjem alatke softverskog paketa Image J (eng, "analyze particles"), nakon ručno podešenog praga segmentacije. Svi detektovani objekti koji ne odgovaraju preseku perikarpa su izbrisani, a delovi ćelijkog zida koji nedostaju su ručno nacrtani. Da bi se analizirali efekti tretmana navodnjavanja na rast i razvoj perikarpa praćena je veličina ćelija u okviru slojeva perikarpa, kao što je prikazano na Slici 8. Podela slojeva perikarpa je obrađena prema predlogu Catherine Cheniclet (lični kontakt, podaci još nisu publikovani). Upotreba alatke Image J, roi color coder, omogućila je slikovito predstavljanje razlika u veličini ćelija perikarpa.

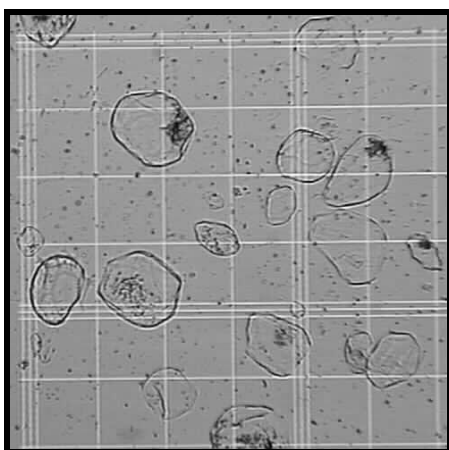


Slika 8. Perikarp paradajza sa označenim slojevima u dve faze razvoja: 5 daa (a) i 12 daa (b)

4.6. Citološka istraživanja

Citološka analiza perikarpa ploda obuhvatila je određivanje broja, prosečne zapremine i veličine ćelija perikarpa, kao i veličine ćelija po slojevima perikarpa. Za ovu analizu su korišćeni plodovi starosti 3, 5, 8, 10, 12, 20, 39, 42, 44 dana nakon cvetanja, sa treće cvetne grane oba genotipa i tri tretmana zalivanja (FI, PRD i DI), ne vodeći računa o tačnom položaju plodova na cvetnoj grani. Uzorci su uzimani sa po 5 biljaka po svakom tretmanu (5 ponavljanja). Nakon branja plodova, ceo perikarp ploda je odvojen od ostatka ploda pod binokularnim mikroskopom (Leica, XTL 3400D) i merena je njegova masa i zapremina (metodom water displacement). Perikarp plodova prečnika manjeg od 2.5 cm je fiksiran u rastvoru FAA (etanol, formaldehid i sirćetna kiselina u odnosu 90:5:5), a perikarp plodova čiji je prečnik bio veći od 2.5 cm je zamrznut na -20°C . Uzorci perikarpa su macerirani u rastvoru pektinaze (0.05M EDTA+ 0,4 M manitol i Pectinase iz *Aspergillus niger*, $\sim 1 \text{ U/m}$) i čuvani u termostatu

na temperaturi od oko 35°C dva do tri dana. Nakon procesa maceracije uzorci su mešani po 15 minuta na magnetnoj mešalici (Are heating magnetic stirrer, Velp scientific, Italy) i razblaživani 87% glicerolom. Čelije u tečnom rastvoru su brojane pod mikroskopom LEICA DMLS koristećenjem komore za brojanje (Fuchs-Rosenthal komora 0.2 mm dubine za veće plodove i Bürker komora 0.1 ili 0.2 mm dubine za manje plodove). Najmanje šest puta je uzorkovan rastvor perikarpa u pektinazi po svakom uzorku perikarpa ili više u slučaju velike varijabilnosti rezultata. Ukupan broj i zapremina ćelija u celom perikarpu preračunata je iz zapremina: komore za brojanje, maceriranog rastvora i perikarpa. Perikarp plodova je analiziran po ugledu na metodu za brojanje ćelija perikarpa po adaptiranoj metodi Bünger-Kibler i Bangerth, 1983 (Bertin i sar., 2002). Prosečna zapremina ćelija izračunata je deljenjem vrednosti zapremina perikarpa sa brojem ćelija perikarpa. Izgled ćelija unutar komora za brojanje, prikazan je na Slici 9. Merenja veličine ćelija perikarpa urađena su pomoću Image J. Mereni su osnovni parametri: obim, površina i prečnik pojedinačnih ćelija perikarpa.



Slika 9. Macerirane ćelije perikarpa paradajza na hemocitometrijskoj pločici sa mrežom za brojanje

4.7. Statistička analiza rezultata

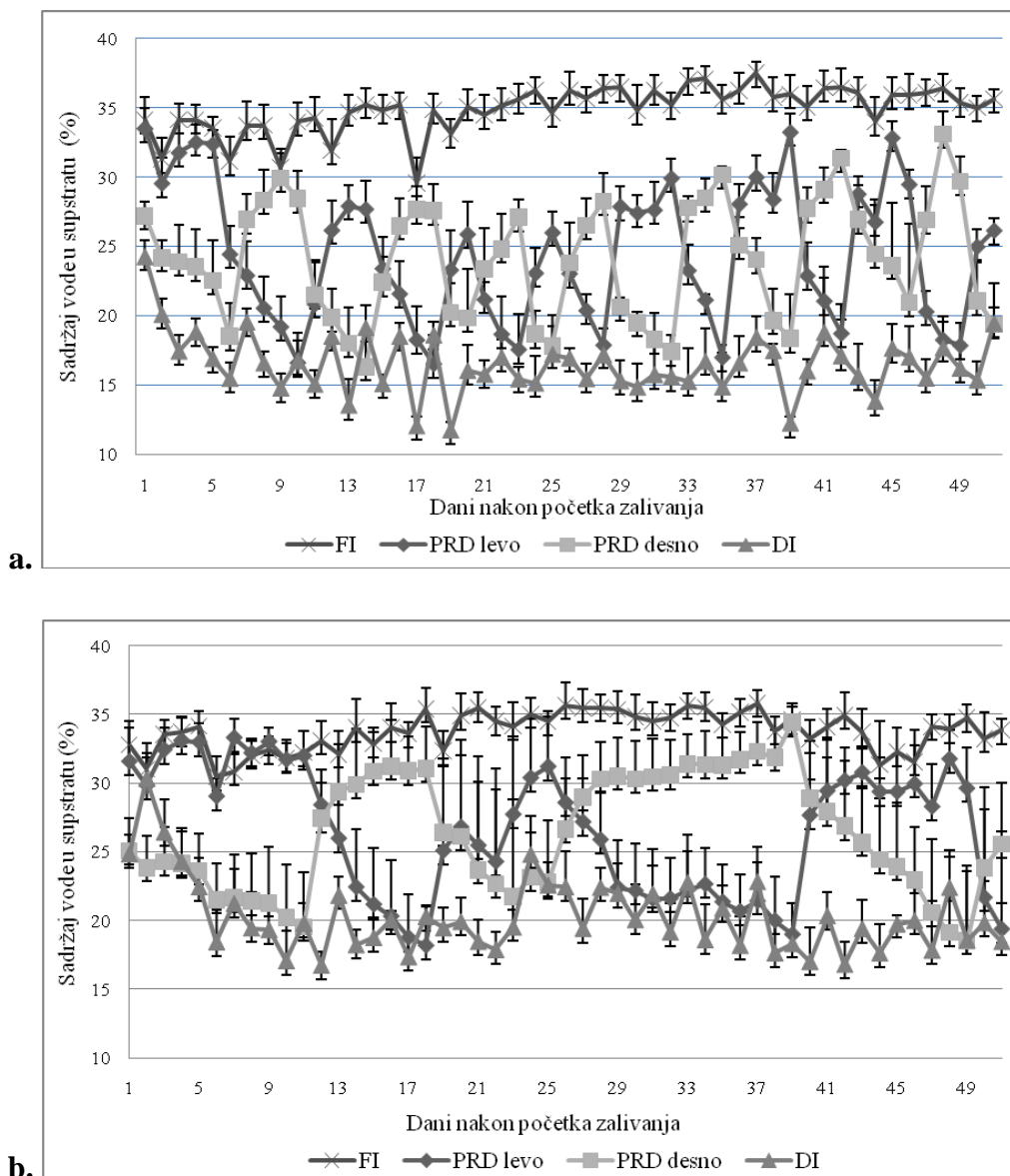
Rezultati su statistički obrađeni pomoću programa Excel (Microsoft Office 2002), Sigma Plot (Sigma Plot 6.0 for Windows - SPW 6.0, Jiel Scientific, Erckhart, Germany) i Statistica 8.0 (StatSoft, Inc. (2007) STATISTICA, data analysis software system, www.statsoft.com). Poređenje srednjih vrednosti za tretmane i genotipove je izvršeno dvofaktorskom analizom varijanse sa ponovljenim merenjima (Repeated measure

ANOVA). U slučaju kada su F vrednosti bile statistički značajne ($p < 0.05$) poređenje genotipova i tretmana je vršeno pomoću LSD testa. Kako bi se uočile sličnosti između različitih kombinacija genotipa i tretmana izvršena je Klaster analiza. Dendrogrami su pravljani na osnovu tabele srednjih vrednosti korišćenjem Euklidskog rastojanja. Pre primene klaster analize podaci su standardizovani pošto se izraženi u različitim mernim jedinicama. Pomoću metode glavnih komponenti (Principal Components Analysis - PCA) utvrđen je odnos genotipova, tretmana i promenljivih koje su na njima merene. PCA analizom je vizuelno predstavljena statistička bliskost i različitost genotipova i tretmana (Hill, 1974). Fitovane krive rasta plodova kod genotipova divlji tip i *flacca* su računane na osnovu Gompertz funkcija ($y \sim a \cdot \exp(-\exp(-(x-c)/b))$, $R^2 > 0.95$) koja je dobijena izvođenjem podataka za svežu masu ploda. Na graficima koji prate brzinu rasta ploda iz prečnika ploda, originalni podaci su aproksimirani polinomom trećeg stepena koji ima oblik $ax^3 + bx^2 + cx + d$.

5. REZULTATI

5.1. Sadržaj vode u supstratu

Sadržaj vode u supstratu kod biljaka gajenih u FI, PRD i DI tretmanu prikazan je na Slici 10 a i b.



Slika 10. Sadržaj vode u supstratu kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u toku ogleda

Sadržaj vode u supstratu u FI tretmanu održavan je u vrednostima 36 ± 5 , a u DI tretmanu 18 ± 5 i kod divljeg tipa i kod *flacca* mutanta. Sadržaj vode u supstratu PRD eksperimenta pokazuje jasne promene strana sušenja i zalivanja (Slike 10a i b). Trajanje prvog ciklusa do početka promene strana zalivanja kod divljeg tipa traje 6 dana, a 12

dana kod *flacca*. Razlike između proučavanih genotipova su se ispoljile posebno nakon trećeg okreta kada je ciklus zalivanja/sušenja bio brži kod divljeg tipa (3 ili 4 dana) u poređenju sa *flacca* (7-12 dana). U toku trajanja oglada bilo je ukupno 14 okreta strana zalivane/sušene kod divljeg tipa u PRD tretmanu, dok je kod genotipa *flacca* taj broj bio manji (5). Ukupna količina vode utrošene za zalivanje u toku oglada data je u Tabeli 1.

Tabela 1. Ukupna količina vode utrošena za zalivanje (u litrima po biljci) tokom trajanja eksperimenta (60 dana)

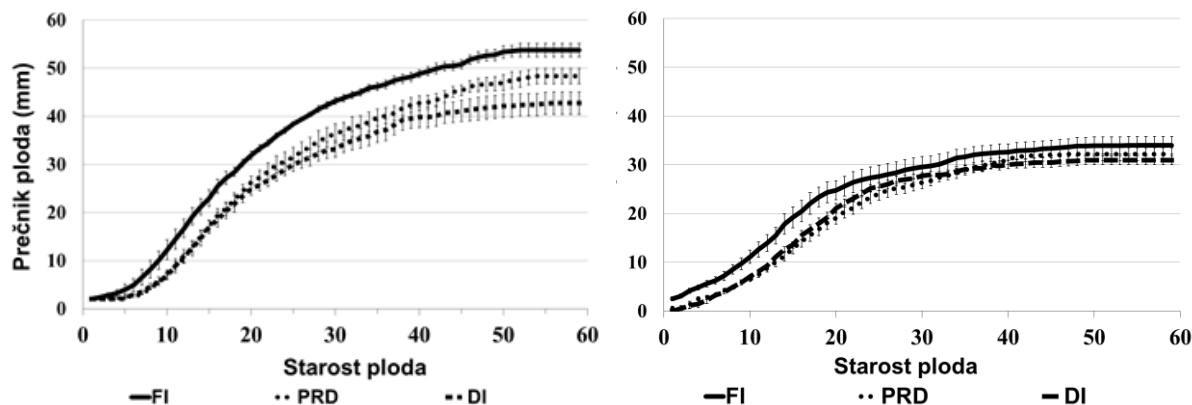
	FI	PRD	DI
divlji tip	74,32	54,86	47,40
<i>flacca</i>	65,69	44,15	11,45

Najveća količina vode bila je potrebna za optimalno zalivanje divljeg tipa, dok su kod *flacca*, potrebe optimalno zalivanih biljaka za vodom bile 15% manje u odnosu na divlji tip. U PRD tretmanu divljeg tipa i *flacca* utrošeno je oko 30% manje vode u poređenju sa FI. U DI tretmanu divljeg tipa utrošeno je 40% manje vode, a kod genotipa *flacca* 75% manje vode u poređenju sa FI tretmanom.

5.2. Morfološka analiza i razvoj ploda paradajza

5.2.1. Prečnik ploda

Rast plodova kod divljeg tipa i genotipa *flacca* prikazan je na Slici 11a i b.



Slika 11. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na prečnik ploda u toku ogleda kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Promena prečnika ploda tokom razvoja kod divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slikama 11a i b. Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na prečnik ploda utiču i genotip i tretman (Tabela 2).

Tabela 2. Dvofaktorska analiza varijanse na prečnik ploda. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI).

	F	P
Genotip	528.38	<0.001
Tretman	52.97	<0.001
Genotip*Tretman	2.64	n.s.

Prečnik ploda je statistički značajno veći kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Kod oba genotipa, prečnik je uvek veći u FI u odnosu na PRD i DI tretmane, a statistički značajne razlike između tretmana ispoljile su se nakon 10 daa.

Kod divljeg tipa, prečnik ploda intenzivno raste od trećeg dana u FI, dostižući plato u rastu (maksimalnu vrednost) između 40 i 50 dana. Prečnik ploda u PRD i DI tretmanu intenzivno raste od desetog dana i dostižući maksimalnu vrednost između 50 i 60 dana, što je za oko 10 dana kasnije u poređenju sa biljkama u FI tretmanu. Tokom razvoja ploda, prečnik ploda je bio manji u DI tretmanu u poređenju sa FI, dok su

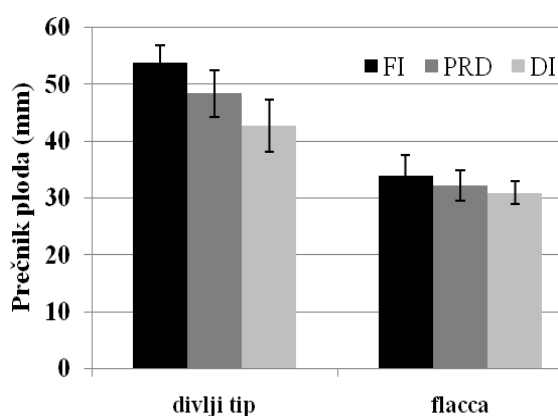
plodovi u PRD tretmanu veći od onih u DI tretmanu od 16 daa dana (Slika 11a). Kod divljeg tipa razlike između tretmana (FI/PRD i FI/DI) su prisutne od 10 daa, posebno od 12 daa su utvrđene između FI/DI ($p < 0.001$) (Tabela 3a).

Tabela 3. Post hoc Fisher LSD test na prečnik plodova divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 10. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)								b)							
Starost ploda	10	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	10	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	**	ns	*	**	ns	*	ns	FI/PRD	ns	*	***	**	ns	ns	ns
FI/DI	*	***	***	***	***	***	***	FI/DI	*	**	***	***	***	***	***
PRD/DI	ns	**	***	***	***	***	***	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	*	**	*

Kod genotipa *flacca*, plodovi u FI dostižu maksimalnu vrednost 44 daa, a u uslovima redukovano zalivanja, PRD i DI, maksimalan prečnik plodovi dostižu 40 daa (Slika 11b). Prečnik ploda u PRD i DI tretmanima je bio manji u poređenju sa FI, dok su plodovi u PRD tretmanu veći od onih u DI tretmanu (Slika 11b). Razlike između tretmana FI/PRD i između FI/DI su prisutne od 10 daa ($p < 0.001$), dok su razlike između PRD/DI uočene od 20 do 44 daa (Tabela 3b).

Prosečan prečnik zrelih plodova prikazan je na Slici 12.



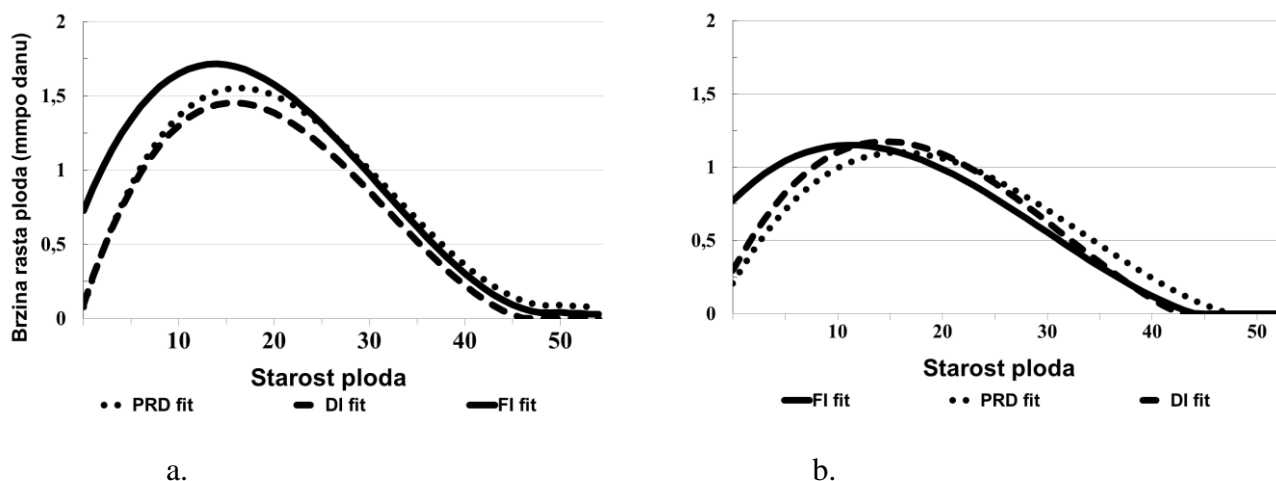
Slika 12. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na prečnik zrelih plodova divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost \pm standardna greška)

Najkrupnije plodove u FI tretmanu ima divlji tip ($48,28 \pm 1,82$ mm), dok se sa smanjenjem sposobnosti sinteze ABA smanjuje i veličina plodova, pa je tako prečnik zrelih plodova *flacca* manji od plodova divljeg tipa za 33% i iznosi $32,37 \pm 1,82$ mm (Slika 12). U DI tretmanu divljeg tipa prečnik zrelog ploda je manji za 20%, a kod genotipa *flacca*

manji za 9%, dok je uticaj PRD tretmana kod oba genotip bez značajnih razlika u poređenju sa FI tretmanom (Tabela 3, Slika 11a).

5.2.2. Brzina rasta ploda

Brzina rasta plodova izračunata na osnovu vrednosti prečnika ploda u toku ogleda prikazana je na Slici 13 a i b.



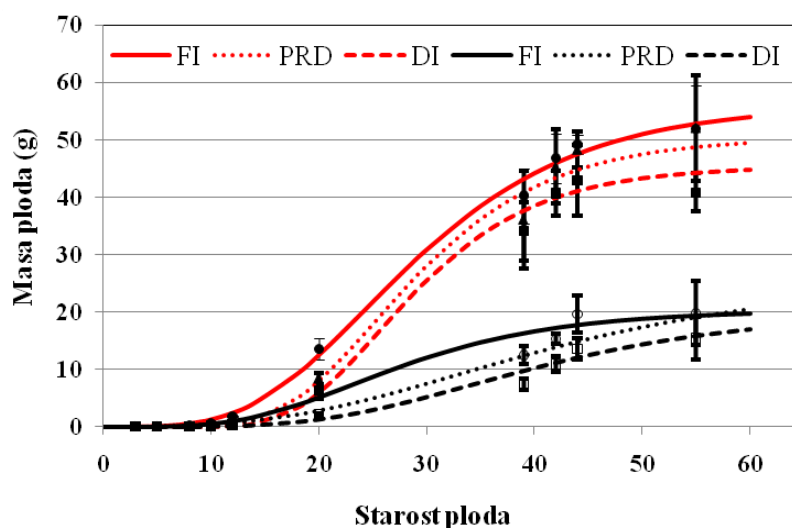
Slika 13. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na brzinu rasta plodova tokom razvoja kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b)

Maksimalna brzina rasta ploda u FI tretmanu divljeg tipa je 1,71 mm/dan a zabeležena je 15. dana, dok je kod biljaka u PRD i DI tretmanu maksimalna brzina rasta manja u poređenju sa FI i zabeležena je oko 19. dana (1,43 mm) u DI tretmanu i 1,54 mm u PRD tretmanu. Period intenzivnog rasta sa brzinom od preko 1 mm/dan kod optimalno zalivanih biljaka traje od 3. do 33. daa, dok je taj period u PRD i DI počinje za oko 5 dana kasnije i traje od 8. do 27. daa u DI tretmanu, odnosno do 33. daa u PRD tretmanu.

Maksimalna brzina rasta plodova *flacca* u FI tretmanu iznosi 1,15 mm/dan, 1,09 mm/dan kod biljaka iz PRD tretmana i 1,17 mm/danu kod biljaka iz DI tretmana. Period intenzivnog rasta sa brzinom od preko 1 mm/dan kod optimalno zalivanih biljaka traje od 5. do 20. daa, dok je taj period u PRD i DI počinje tri dana kasnije i traje od 8. do 25. daa u DI tretmanu i od 10. do 25. daa u PRD tretmanu.

5.2.3. Sveža masa ploda i brzina rasta ploda

Vrednosti za svežu masu plodova prikazane su na Slici 14.



Slika 14. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na svežu masu plodova tokom razvoja kod divljeg tipa (krive crvene boje) i *flacca* (krive crne boje)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na masu ploda utiče genotip i tretman (Tabela 4). Masa ploda statistički je značajno veća kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Kod oba genotipa, vrednosti za masu ploda ne pokazuju statistički značajne razlike između tretmana FI/PRD, ali je razlika značajna između FI/DI (Tabela 5).

Tabela 4. Dvofaktorska analiza varijanse za svežu masu ploda. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI).

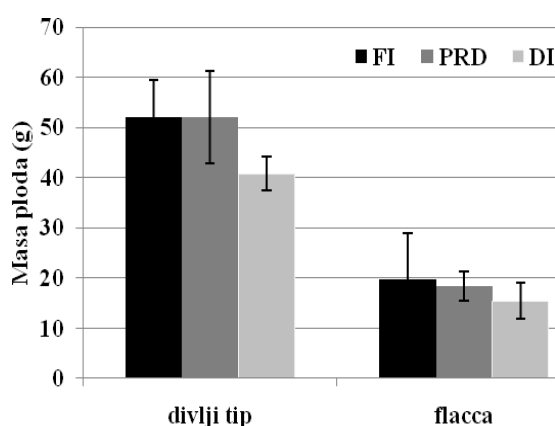
	F	P
Genotip	287,99	<0.001
Tretman	3,49	0.05
Genotip*Tretman	0,36	ns

Kod divljeg tipa (Slika 14) sveža masa ploda starosti od 3 do 55 daa ne pokazuju statistički značajne razlike između FI tretmana i redukovano zalivanja (PRD), dok je između FI i DI tretmana zabeležena statistička značajnost mase ploda ($p < 0.001$) u periodu od 12 daa (Tabela 5). Kod *flacca* (Slika 14b) razlike među tretmanima kod sveže mase ploda su značajne između FI i DI, ali ne između FI i PRD tretmana (Tabela 5).

Tabela 5. Post hoc Fisher LSD test na svežu masu ploda divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmana. Između plodova starosti do 10. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)								b)							
Starost ploda	10	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	10	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	*	***	***	***	***	***	***	FI/DI	*	***	***	***	***	***	***
PRD/DI	*	***	***	***	***	***	***	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

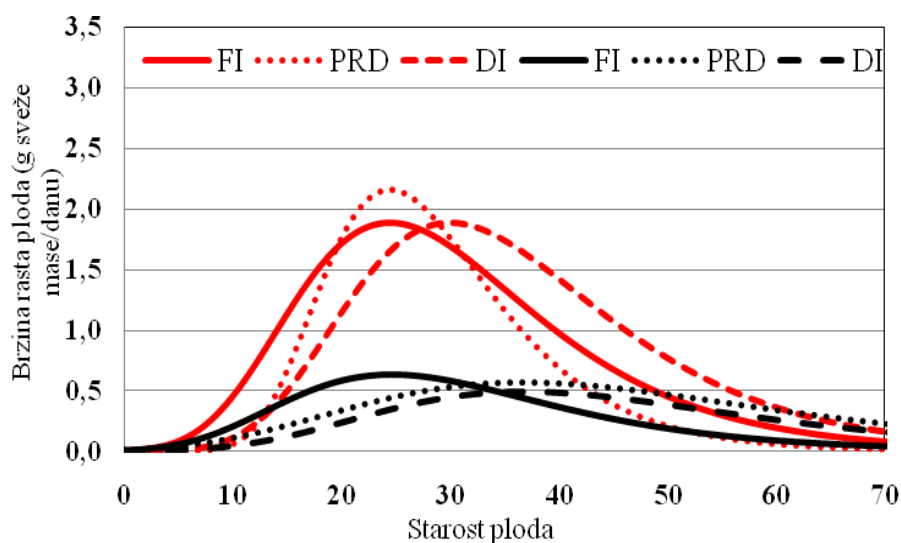
Vrednosti za svežu masu zrelog ploda prikazana je na Slici 15.



Slika 15. Uticaj tretmana (DI, PRD i FI) na konačnu svežu masu ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima Fisher LSD testa efekat je značajan samo u PRD tretmanu kod oba genotipa (Tabela 5). Sveža masa zrelog ploda u u FI tretmanu veća je kod plodova sa normalnim sadržajem ABA ($53,89 \pm 7,6$ g), dok manju masu imaju plodovi genotipa *flacca* ($19,8 \pm 5,6$ g). Sveža masa zrelog ploda divljeg tipa je manja za 17% u DI tretmanu, a kod *flacca* je manja za 14% u DI tretmanu ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom. PRD tretman kod oba genotipa, nije doveo do značajne promene mase zrelog ploda.

Vrednosti za brzinu rasta plodova, računane na osnovu vrednosti sveže mase ploda, prikazane su na Slici 16.



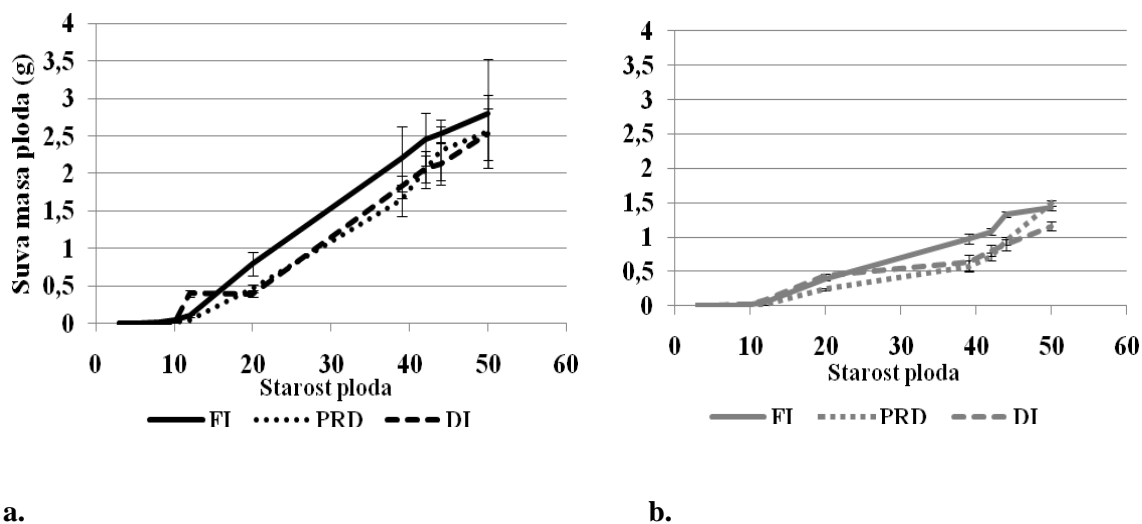
Slika 16. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na brzinu rasta plodova tokom razvoja kod divljeg tipa (crvene krive) i *flacca* (crne krive).

Kod divljeg tipa (Slika 16) brzina rasta ploda je bila veća u PRD tretmanu (2,16 g po danu) u odnosu na FI i DI (1,88 g po danu) tretman. Prva razlika u krivama rasta ploda kod divljeg tipa između FI i PRD, DI tretmana se uočava od 7 daa, kada brzina rasta ploda raste u FI. Maksimalne vrednosti brzine rasta ploda su zabeležene 20 daa u FI i PRD tretmanu, a kasnije u DI tretmanu, 32 daa.

Kod genotipa *flacca* (Slika 16) razlika u krivama rasta ploda u FI i tretmanima redukovano zalivanja uočavaju se nakon 4 daa, kada brzina rasta ploda u FI raste. Kod *flacca* maksimalna brzina rasta ploda je veća u FI (0,64 g po danu) nego u PRD i DI tretmanu (0,57 i 0,49 g po danu). Maksimalne vrednosti brzine rasta ploda su zabeležene deset dana ranije u FI tretmanu (25 daa), nego u uslovima PRD i DI tretmana, 35 daa.

5.2.4. Suva masa ploda i učešće u ukupnoj masi plodova

Suva masa ploda tokom razvoja divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slikama 17 a i b.



Slika 17. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na suhu masu plodova tokom razvoja divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na suhu masu ploda utiče genotip (Tabela 6), ali ne utiče tretman. Suva masa ploda statistički je značajno veća kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*.

Tabela 6. Dvofaktorska analiza varijanse na suhu masu ploda. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI).

	F	p
Genotip	26.63	<0.001
Tretman	0.95	ns
Genotip*Tretman	0.27	ns

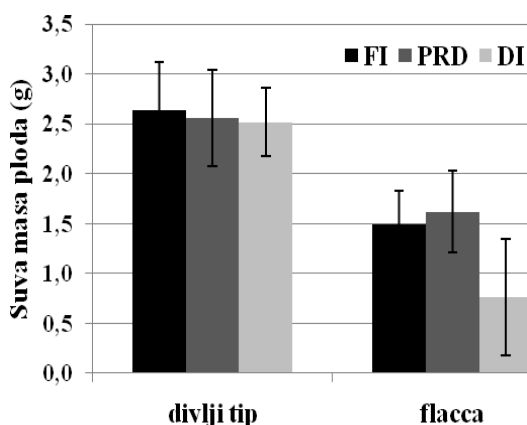
Kod oba genotipa suva masa ploda raste od 12 daa, sa sličnim vrednostima u FI, PRD i DI tretmanu, bez statistički značajnih razlika između tretmana (Tabela 7).

Tabela 7. Post hoc Fisher LSD test na suhu masu ploda divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 10. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)								b)						
Starost ploda	10	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	10	12	20	39	42	44
FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Kod genotipa *flacca* (Slika 17b), suva masa plodova starosti od 3 do 55 daa u FI u odnosu na uslove redukovanog zalivanja (PRD i DI), se ne razlikuje značajno (Tabela 7).

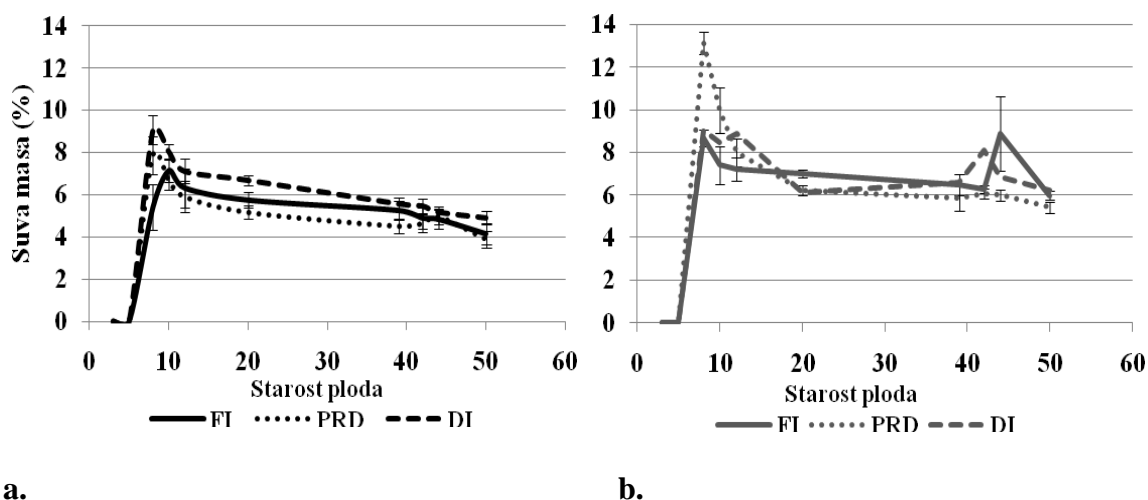
Prosečne vrednosti za suhu masu zrelog ploda prikazane su na Slici 18.



Slika 18. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na suhu masu zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Suva masa zrelog ploda u FI tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($2,63 \pm 0,48$ g) u odnosu na plodove *flacca* ($1,5 \pm 0,34$ g). Rezultati dvofaktorske analize varijanse ukazuju da je sa smanjenjem sinteze ABA kod genotipa *flacca* suva masa značajno manja u poređenju sa divljim tipom. Prema rezultatima Fisher LSD testa efekat DI i PRD tretmana nije značajan, odnosno PRD i DI ne dovode do promene suve mase ploda (Tabela 7).

Vrednosti učešća suve mase u ukupnoj, svežoj masi ploda (u procentima) prikazane su na Slici 19 a i b.



Slika 19. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na procenat učešća suve mase u svežoj masi ploda kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse na procenat suve mase ploda u ukupnoj masi zrelog ploda značajno utiče genotip, ali ne i tretman (Tabela 8). Procenat suve mase ploda u ukupnoj masi ploda se povećava od 8 do 10 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana. Nakon 10 daa vrednosti za procenat suve mase se smanjuju i održavaju se u sličnim vrednostima do faze zrenja ploda u svim tretmanima kod divljeg tipa i *flacca*.

Tabela 8. Dvofaktorska analiza varijanse za procenat učešća suve mase ploda u ukupnoj masi ploda. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI).

	F	P
Genotip	61.26	<0.001
Tretman	3.27	ns
Genotip*Tretman	2.21	ns

Kod divljeg tipa (Slika 19a) procenat suve mase ploda u ukupnoj masi ploda, praćen od 8 do 55 daa, ne pokazuje statistički značajne razlike u vrednostima između tretmana. Tokom ovog perioda procenat suve mase ploda u FI tretmanu kreće se od

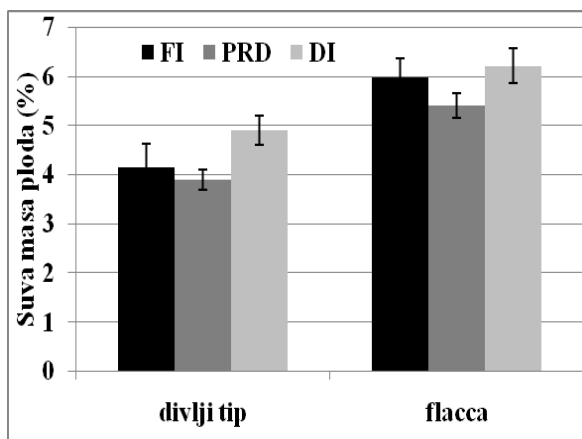
7,5% u ranim faza razvoja ploda (10 daa) do 4.14% u fazi zrenja (55 daa). Između tretmana FI/PRD i FI/DI nema statistički značajnih razlika (Tabela 9a).

Tabela 9. Post hoc Fisher LSD test za procenat učešća suve mase ploda u ukupnoj masi ploda divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima.

a)									b)								
Starost ploda	8	10	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	8	10	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	*	ns	*	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Kod genotipa *flacca* (Slika 19b), kao i kod divljeg tipa procenat suve mase ploda u ukupnoj masi ploda praćen od 8 do 55 daa se ne razlikuje značajno u vrednostima između tretmana. Tokom razvoja ploda procenat suve masa ploda *flacca* u FI tretmanu kreće se od 8,7% u ranim fazama razvoja ploda a smanjuje se u fazi zrenja do 6,3%. Između tretmana FI/PRD, FI/DI i PRD/DI nema statistički značajnih razlika (Tabela 9b).

Vrednosti za procenat učešća suve mase ploda u ukupnoj masi zrelog ploda prikazane su na Slici 20.

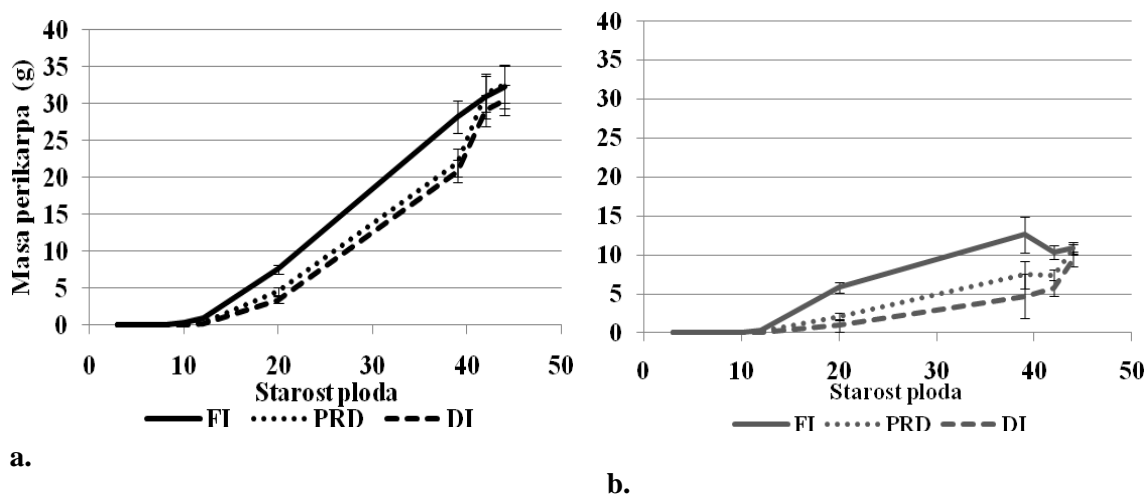


Slika 20. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na procenat suve mase ploda u ukupnoj masi zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Procenat suve mase u ukupnoj masi zrelog ploda u FI je manja kod plodova divljeg tipa ($4,1 \pm 0,5\%$), dok su veće vrednosti zabeležene kod ABA deficijentnog mutanta, *flacca* ($5,9 \pm 0,2\%$). Prema rezultatima Fisher LSD testa PRD i DI tretmani nisu uticali na procenat suve mase ploda (Tabela 9).

5.2.5. Masa perikarpa i odnos mase perikarpa i mase plodova

Promena mase perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slikama 21a i b.



Slika 21. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na svežu masu perikarpa tokom razvoja kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na masu perikarpa utiče genotip i tretman (Tabela 10). Masa perikarpa statistički je značajno veća kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. U FI, PRD i DI tretmanima kod divljeg tipa zabeležen je statistički značajan rast mase perikarpa u kasnijim fazama razvoja (u fazama od 12 do 42 daa). Masa perikarpa raste od 12 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana, ali u manjem stepenu kod *flacca* (Slike 21a i b).

Tabela 10. Dvofaktorska analiza varijanse za svežu masu perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	P
Genotip	265.54	<0.001
Tretman	6.49	<0.01
Genotip*Tretman	0.06	ns

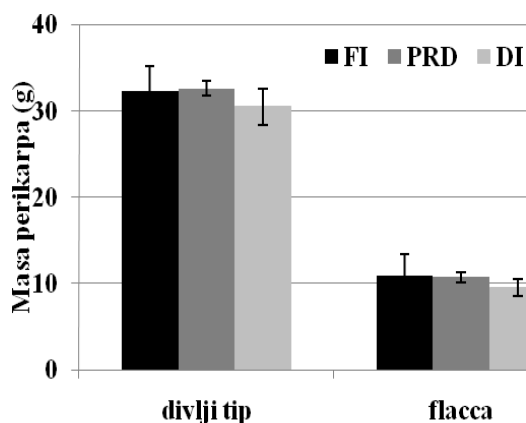
Kod divljeg tipa (Slika 21a) masa perikarpa u FI tretmanu u odnosu na masu perikarpa biljaka koje rastu u uslovima redukovano zalivanja (PRD i DI), se ne razlikuju značajno tokom svih faza razvoja ploda (Tabela 11a).

Kod genotipa *flacca* (Slika 21b), masa perikarpa od 3 do 12 daa u FI tretmanu u odnosu na tretmane redukovano zalivanja (PRD i DI), ne pokazuje statistički značajne razlike u vrednostima. Od 20 do 42 daa, kod *flacca*, zabeležena je značajna razlika mase perikarpa ($p < 0.05$) između FI/PRD i FI/DI tretmana (Tabela 11b).

Tabela 11. Post hoc Fisher LSD test za svežu masu perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima.

a)										b)									
Starost ploda	3	5	8	10	12	20	39	42	44	Starost ploda	3	5	8	10	12	20	39	42	44
FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	*	**	*	ns
FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	*	**	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

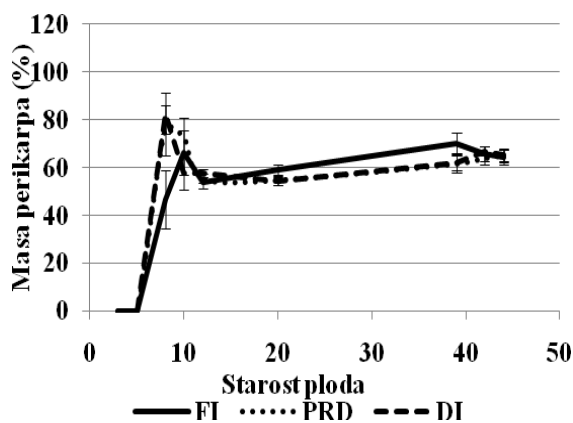
Vrednosti za konačnu masu perikarpa prikazane su na Slici 22.



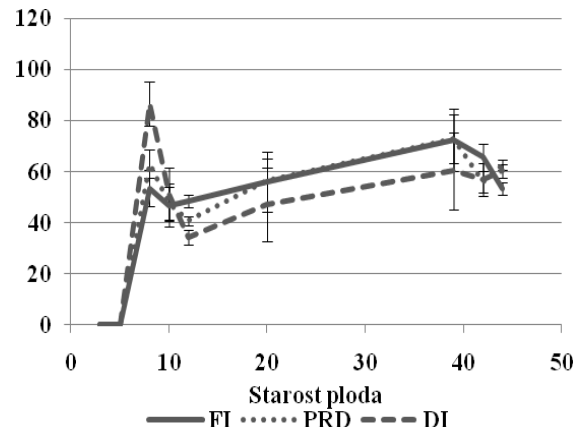
Slika 22. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na masu perikarpa (44 daa) divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Konačna masa perikarpa, u FI tretmanu, veća je kod plodova divljeg tipa ($32,3 \pm 2,9$ g), dok se sa smanjenjem sposobnosti sinteze ABA smanjuje masa perikarpa plodova genotipa *flacca* ($10,8 \pm 0,8$ g). Prema rezultatima Fisher LSD testa efekat DI i PRD tretmana nije značajan (Tabela 11).

Vrednosti odnosa sveže mase perikarpa i sveže mase ploda tokom razvoja ploda kod divljeg tipa i genotipa *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na **Slikama 23a i b**.



a.



b.

Slika 23. Uticaj FI, PRD i DI tretmana odnosa mase perikarpa i mase ploda divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na odnos mase perikarpa i mase ploda nema uticaja ni genotip ni tretman (Tabela 12). Odnos mase perikarpa i mase ploda je sličan kod divljeg tipa i *flacca*.

Tabela 12. Dvofaktorska analiza varijanse za odnos mase perikarpa i mase ploda. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI) i vreme (3. do 44 daa)

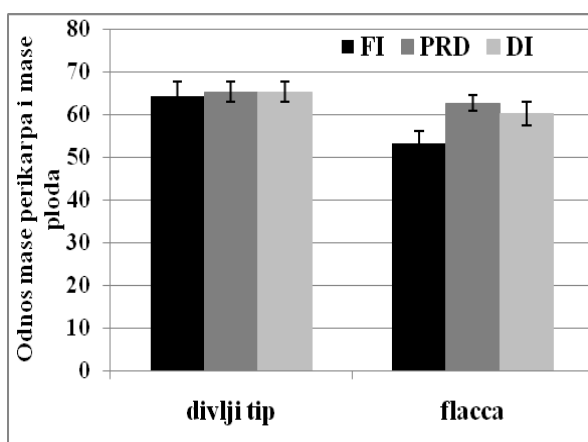
	F	P
Genotip	2.10	ns
Tretman	0.45	ns
Genotip*Tretman	2.37	ns

Kod divljeg tipa odnos mase perikarpa i mase ploda od 5 do 44 daa u FI tretmanu u odnosu na uslove redukovano zalivanja (PRD i DI) ne pokazuje statistički značajne razlike (Tabela 13a). Kod genotipa *flacca* odnos mase perikarpa i mase ploda od 3 do 12 daa u FI tretmanu u odnosu na uslove redukovano zalivanja (PRD i DI), se ne razlikuju značajno. Jedino između 12 do 20 daa postoji statistička značajnost u masi perikarpa između FI/PRD tretmana (Tabela 13b), a nakon toga vrednosti ostaju slične u svim tretmanima zalivanja do 44 daa.

Tabela 13. Post hoc Fisher LSD test za odnos mase perikarpa i mase ploda divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima.

a)										b)									
Starost ploda	3	5	8	10	12	20	39	42	44	Starost ploda	3	5	8	10	12	20	39	42	44
FI/PRD	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	*	*	ns	ns	ns
FI/DI	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	FI/DI	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Prosečne vrednosti odnosa mase perikarpa i mase ploda kod plodova starosti 44 daa prikazane su na Slici 24.

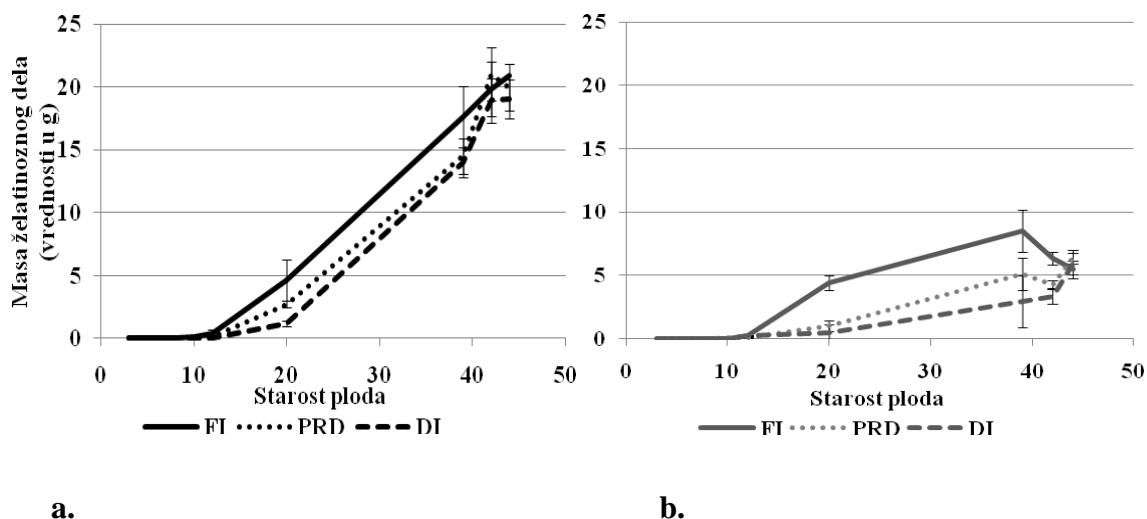


Slika 24. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na odnos mase perikarpa i mase ploda (44 daa) divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost \pm standardna greška)

Odnos mase perikarpa i mase ploda starog 44 daa, a u FI tretmanu, kod plodova divljeg tipa je $64,3 \pm 4,3\%$, dok je ta vrednost kod *flacca* plodova ($53,2 \pm 2,3\%$). Vrednosti odnosa mase perikarpa i mase ploda kod divljeg tipa iznose od 53,6 do 66,5% a kod *flacca* od 53,4 do 72,4%. Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse i Fisher LSD testa na odnos mase perikarpa i mase konačnog ploda nema uticaja ni genotip ni tretman (Tabela 12, 13).

5.2.6. Masa placente sa semenima

Vrednosti mase placente sa semenima tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slikama 25a i b.



Slika 25. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na dinamiku mase placente sa semenima tokom razvoja kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na masu placente sa semenima utiče genotip i tretman (Tabela 14). Uticaj tretmana redukovano zalivanja zabeležen je samo kod genotipa *flacca* (Tabela 15). Masa placente sa semenima raste od 12 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana (Slike 25a i b) ali u većem stepenu kod divljeg tipa, na šta ukazuju sledeće vrednosti. Vrednost mase placente sa semenima kod divljeg tipa u FI tretmanu raste od 12 daa, kada iznosi $0,34 \pm 0,04$ g, i dostiže vrednosti $20,88 \pm 2,15$ g blizu faze zrenja (44 daa). Kod *flacca* u FI tretmanu na početku faze rasta ploda (12 daa) masa placente sa semenima iznosi $0,23 \pm 0,03$ g, i raste do $5,47 \pm 0,7$ g blizu faze zrenja ploda (44 daa).

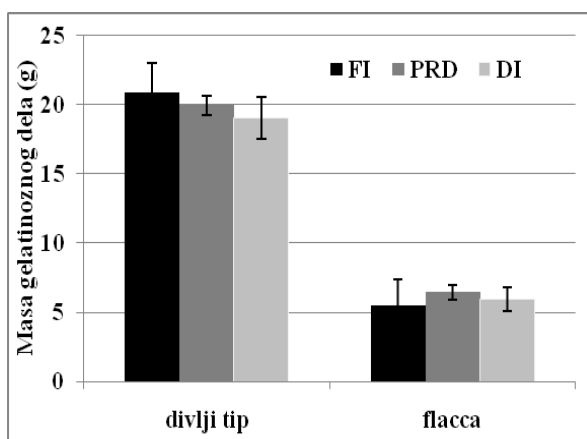
Tabela 14. Dvofaktorska analiza varijanse na masu placente sa semenima. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI) i vreme (12 do 44 daa)

	F	P
Genotip	188.27	<0.001
Tretman	4.47	<0.05
Genotip*Tretman	0.08	ns

Tabela 15. Post hoc Fisher LSD test na masu placentе sa semenima divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)						b)					
Starost ploda	12	20	39	42	44	Starost ploda	12	20	39	42	44
FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	FI/PRD	ns	*	*	ns	ns
FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	FI/DI	ns	*	*	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns

Vrednosti za masu placentе sa semenima ploda starog 44 daa prikazane su na Slici 26.



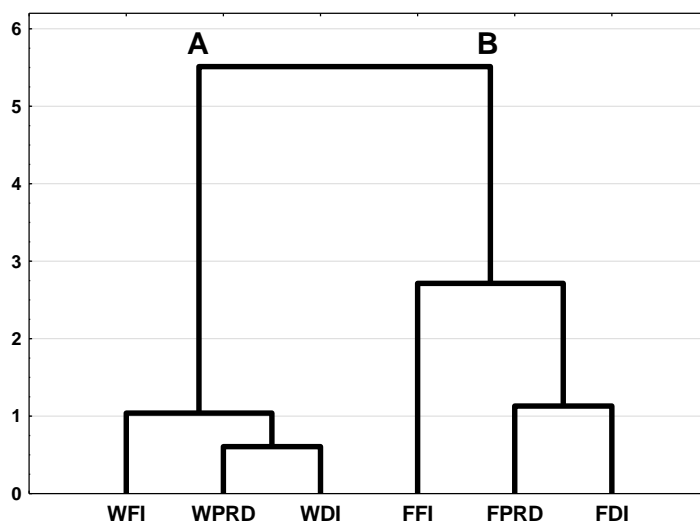
Slika 26. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na masu placentе sa semenima (44 daa) divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse na masu placentе sa semenima zrelog ploda utiče i tretman i genotip, mada razlike u tretmanima zavise od genotipa (Tabela 15). Masa placentе sa semenima zrelog ploda u grupi optimalno zalivanih biljaka veća je kod plodova divljeg tipa ($20,9 \pm 2,1$ g), dok je kod kod zrelog ploda *flacca* masa placentе sa semenima skoro četiri puta manja ($5,5 \pm 0,7$ g).

5.2.7. Uporedna analiza morfoloških parametara rasta ploda

Analiza morfoloških parametara ploda u završnoj fazi razvoja ploda

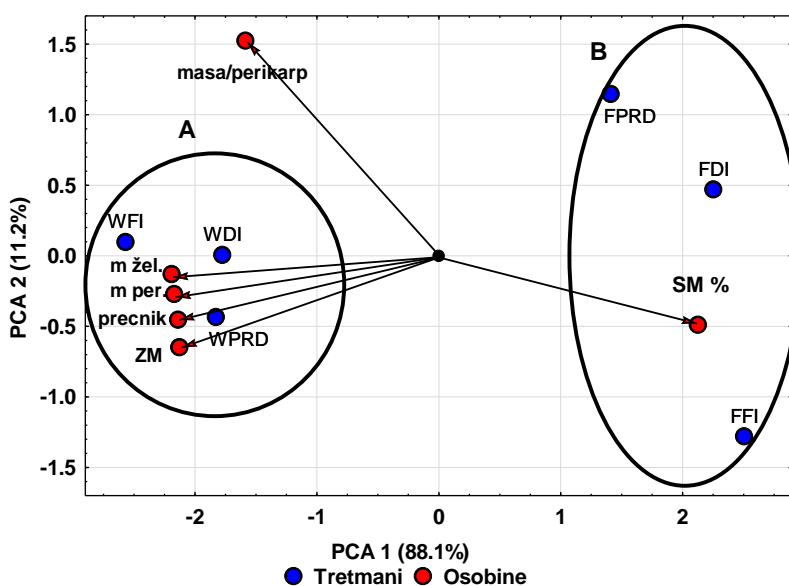
Klaster analiza morfoloških parametara je primenjena kako bi se izdvojili slični tretmani u završnoj fazi razvoja ploda. Analiza je izvršena na matrici srednjih vrednosti 44 daa. U analizu su uključene sledeće morfološke osobine ploda: prečnik ploda, sveža masa ploda, masa perikarpa, masa placente sa semenima, procenat suve mase i odnos perikarpa i mase ploda. Dendrogram je prikazan na Slici 27.



Slika 27. Klaster analiza morfoloških osobina posmatranih tretmana u završnoj fazi rasta ploda.

Sa Slike 27 se uočava da se genotipovi u završnoj fazi rasta ploda razdvajaju u dva klastera prema svim proučavanim morfološkim parametrima rasta ploda. Prvi klaster čine svi tretmani divljeg tipa dok drugi klaster čine svi tretmani genotipa *flacca*, što ukazuje na velike genotipske razlike u morfološkim parametrima ploda. Kod divljeg tipa u FI tretmanu ne postoje značajne razlike u morfološkim parametrima ploda u odnosu na tretmane redukovano zalivanja. Razlike između tretmana kod *flacca* su posledica vodnog režima (Slika 27), što ukazuje na veći efekat tretmana (PRD i DI) izražen kod *flacca* u odnosu na divlji tip.

Da bi utvrdili važne karakteristike prethodnog klastera primenjena je metoda glavnih komponenti (PCA) čiji su rezultati dati na Slici 28. Prva (horizontalna) osa prikazuje 88,1% druga (vertikalna) osa prikazuje 11,2% podataka iz matrice sa srednjim vrednostima, a zajedno prikazuju 99,3% originalnih podataka. Ovi rezultati ukazuju da svi morfološki parametri rasta ploda, osim odnosa sveže mase ploda i mase perikarpa, imaju veliki uticaj na razdvajanje tretmana kod oba genotipa duž prve ose.

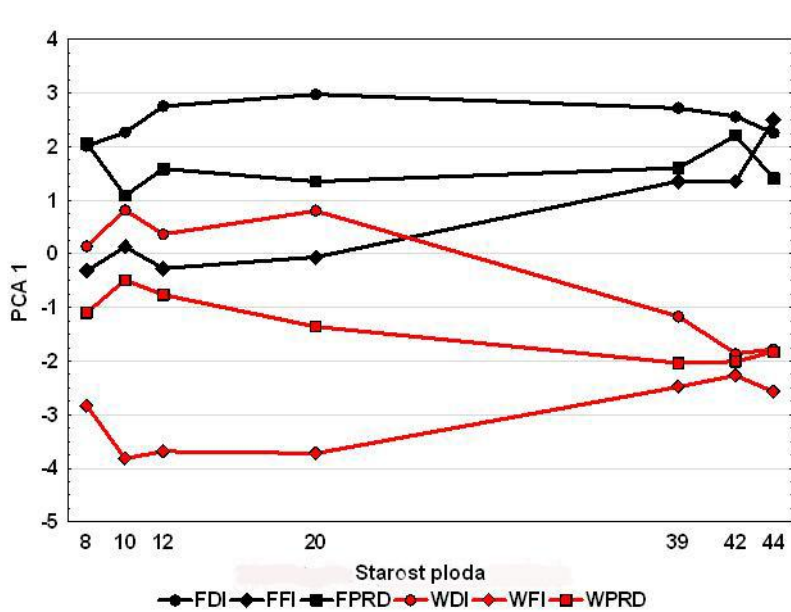


Slika 28. Grafički prikaz analize osnovnih komponenti morfoloških parametara ploda u prostoru prve i druge ose. Plavi kružići označavaju kombinacije genotip-tretman a crveni kružići označavaju merene parametre. Prvo slovo u nazivu tretmana označava genotip dok ostatak naziva označava vodni režim. ZM-masa zrelog ploda, m žel.-masa placente sa semenima, m per-masa perikarpa, masa/perikarp-odnos mase perikarpa i mase ploda, prečnik ploda

Sa Slike 28 takođe se uočava da se duž prve ose razdvajaju genotipovi, čime se može zaključiti da morfološki parametri ploda skoro isključivo zavise od genotipa odnosno da se *flacca* razlikuje od genotipa sa normalnim sadržajem ABA. Potvrda toga je i što su svi tretmani divljeg tipa jako slični jer je rastojanje između njih malo, dok je veće rastojanje između tretmana kod genotipa *flacca*. Divlji tip se odlikuje većom svežom masom ploda, perikarpa, placente i semena i prečnikom ploda dok je za genotip *flacca* karakterističan visok procenat suve mase ploda. Posmatrajući vertikalnu osu uočavamo da kod *flacca* postoji značajna razlika u odnosu sveže mase ploda i perikarpa, pri čemu je ovaj odnos najveći u PRD tretmanu a najmanji u FI tretmanu.

Analiza morfoloških parametara ploda u toku ispitivanog vremenskog perioda

Da bi se utvrdio međusobni odnos morfoloških parametara ploda posmatranih tretmana tokom ispitivanog vremenskog intervala urađena je analiza glavnih komponenti (PCA) od 8 do 44 daa. Na Slici 29 na vodoravnoj osi prikazana je starost ploda a na vertikalnoj osi se nalaze rezultati odgovarajućih PCA analiza. Odgovarajući tretmani su povezani linijom kako bi se jasnije istakao njihov odnos tokom vremena.



Slika 29. Prikaz analize osnovnih komponenti morfoloških parametara ploda tokom razvoja u prostoru prve ose od 8 do 44 daa (crvenom bojom je označen divlji tip a crnom *flacca*. DI tretman je označen kružićima, FI tretman romboidima a PRD tretman kvadratićima)

Sa Slike 29 se uočava da se genotipovi po morfološkim parametrima rasta ploda značajno međusobno razlikuju posle 20 daa. Pre 20 daa se ne uočava velika razlika u morfološkim parametrima ploda između tretmana FI i PRD kod *flacca*, i DI i PRD kod divljeg tipa, iako se odvajaju morfološki karakteri ploda u tretmanima DI i PRD kod *flacca*. Na sličnost morfoloških pokazatelja rasta ploda u DI tretmanu kod divljeg tipa sa *flacca* tretmanima doprinose procenat suve mase i odnos mase ploda i mase perikarpa (Slika 28). Nakon 20 daa morfološki parametri ploda se grupišu po genotipovima sa razlikama u tretmanima, tako da se sve više vidi sličnost morfoloških parametara ploda u PRD i FI tretmanu kod divljeg tipa, dok se kod *flacca* uočava sličnost morfoloških parametara ploda u PRD i DI tretmanu.

Morfološki parametri ploda koji najviše utiču na razdvajanje tretmana za svaki od posmatranih dana su prikazane u Tabeli 16. Iz Tabele 16 uočavamo da procenat suve mase u svim posmatranim danima ima visoku pozitivnu vrednost što nam govori da se u gornjem delu Slike 29 nalaze tretmani (FI i PRD, kod divljeg tipa) sa visokim % suve mase, jer oni najviše utiču na razdvajanje od DI tretmana i tretman *flacca* genotipa.

Tabela 16. PCA analiza za prvu osu za 8, 10, 12, 20, 39, 42 i 44 daa.

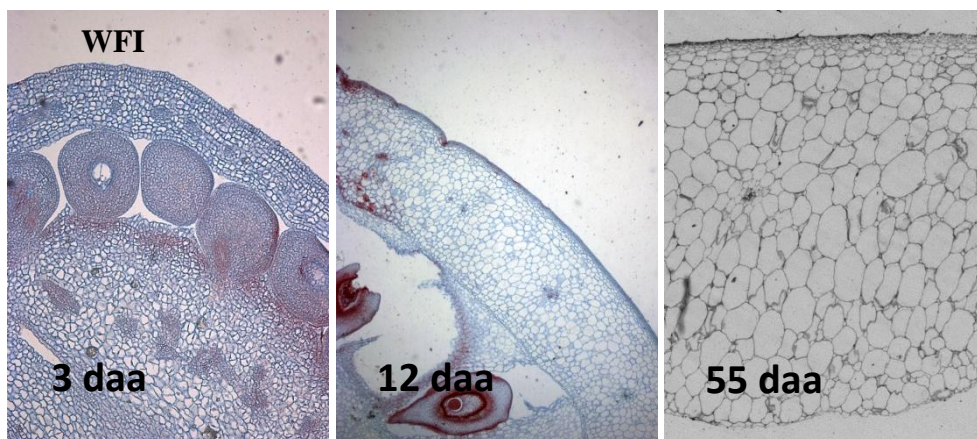
	Faktor 1 za 8daa	Faktor 1 za 10daa	Faktor 1 za 12daa	Faktor 1 za 20daa	Faktor 1 za 39daa	Faktor 1 za 42daa	Faktor 1 za 44daa
Masa placente sa semenima		-0.947	-0.939	-0.942	-0.989	-0.995	-0.994
Masa perikarpa (mp)	-0.938	-0.987	-0.961	-0.984	-0.986	-0.996	-0.984
Masa ploda / mase perikarp	0.245	-0.640	-0.709	-0.943	0.049	-0.660	-0.719
Procenat suve mase ploda (%SM)	0.821	0.424	0.868	0.862	0.873	0.884	0.967
Masa zrelog ploda (ZM)	-0.985	-0.974	-0.942	-0.978	-0.990	-0.993	-0.966
Prečnik ploda	-0.974	-0.974	-0.971	-0.980	-0.996	-0.995	-0.970
% objašnjene varijanse	70.770	72.722	81.617	90.153	78.232	86.371	88.106

Sa druge strane, kod divljeg tipa osobine koje su povezane sa veličinom ploda (prečnik ploda, masa ploda, masa perikarpa i masa placente sa semenima) imaju vrednosti bliske -1 što znači da su ove osobine veće u PRD tretmanu, jer se nalazi u donjem delu Slike 29. Sve ovo nam ukazuje da se plodovi genotipa *flacca* tokom celog svog razvoja, a naročito počevši od 20-og daa, odlikuju visokim procentom suve mase dok su osobine sveže mase i prečnika ploda, mase perikarpa i mase placente sa semenima veće u plodovima kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*.

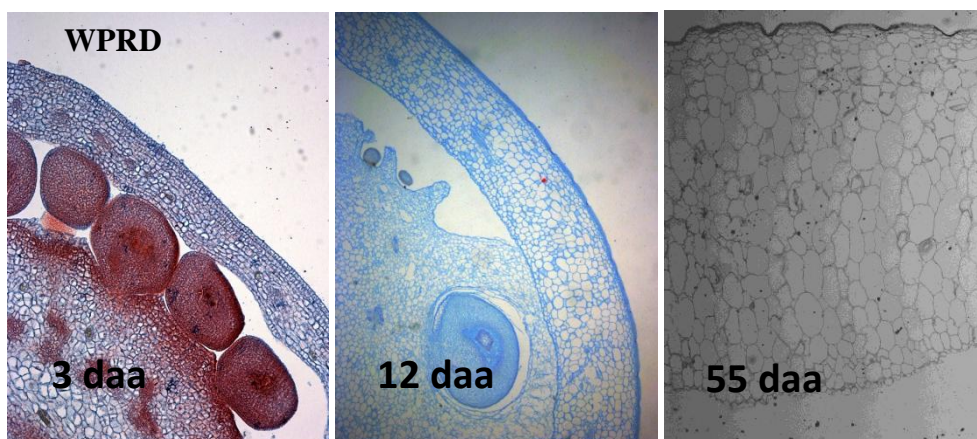
5.3. Anatomska analiza i razvoj perikarpa ploda paradajza

Na Slici 30 prikazan je poprečni presek kroz perikarp ploda paradajza divljeg tipa i *flacca* u različitim fazama u sva tri tretmana zalivanja.

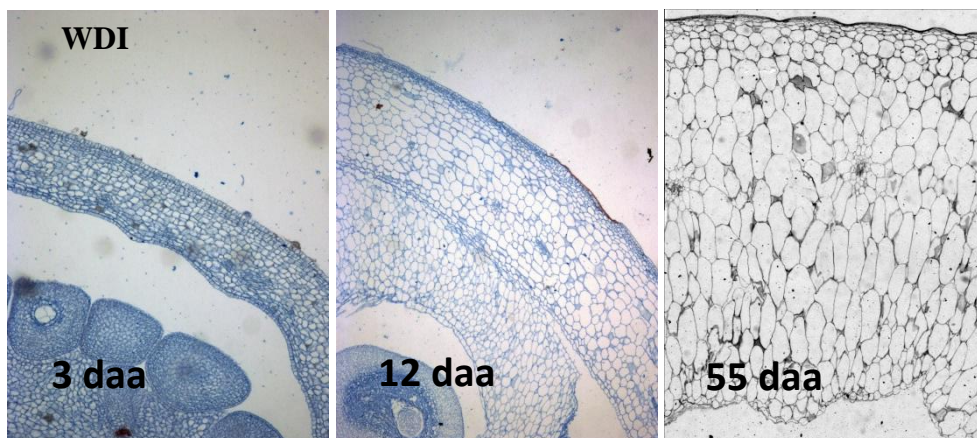
A.

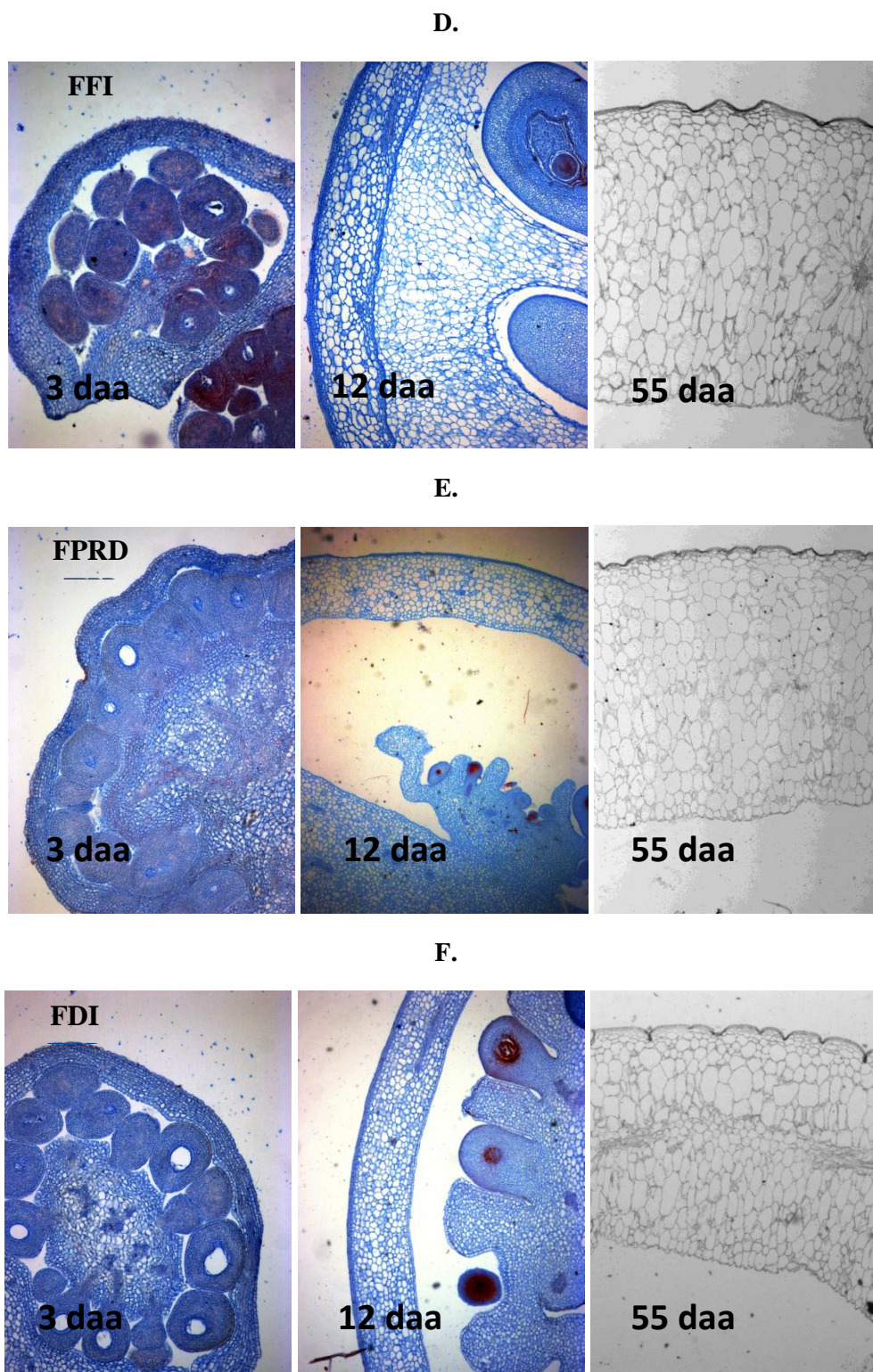


B.



C.





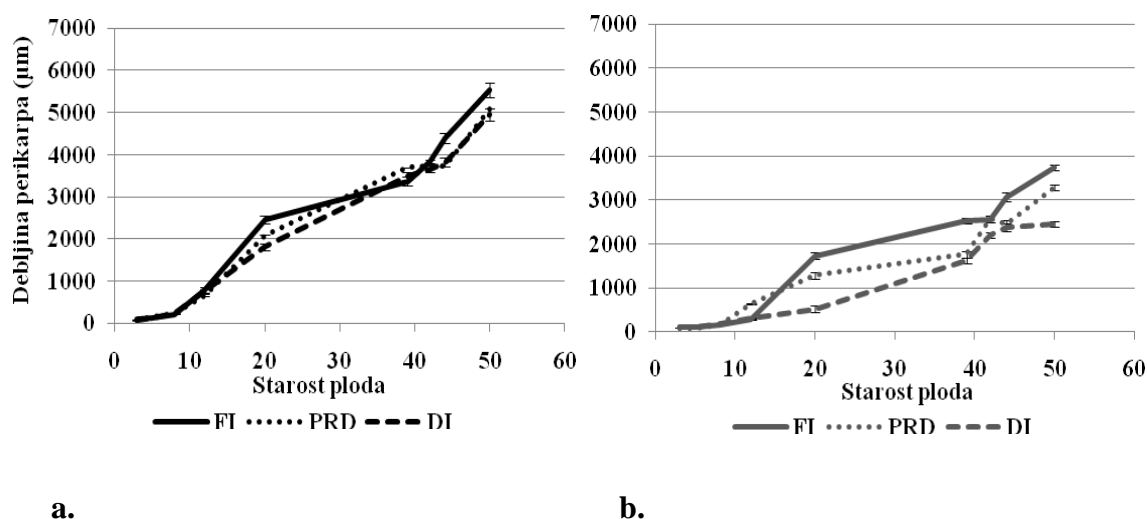
Slika 30. Poprečni presek perikarpa paradajza divljeg tipa, W (A, B, C) i *flacca*, F (D, E, F) u FI, PRD i DI tretmanu starosti 3, 12, 55 daa (zrelog ploda). Slike preseka 3 i 12 daa su dobijene na uvećanju 2.5x a presek 55 daa je na uvećanju 2x.

Perikarp ploda paradajza (Slika 30) je građen od egzokarpa, mezokarpa i endokarpa. Spoljašnji deo perikarpa je građen od jednog sloja spoljašnjeg epidermisa,

koji je često prevučen voštanom prevlakom, i od subepidermalnih slojeva mezokarpa koji su građeni od kolenhimskim ćelijama. Mezokarp je smešten ispod subepidermalnog kolenhima, predstavlja najzastupljeniji deo perikarpa i građen je od slojeva krupnijih ćelija parenhimskog tkiva u koje su uronjeni provodni snopići. Endokarp je sačinjen od samo jednog sloja unutrašnjeg epidermisa.

5.3.1. Debljina perikarpa

Vrednosti debljine perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slikama 31a i b.



Slika 31. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na debljinu perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na debljinu perikarpa utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 17). Debljina perikarpa značajno raste od 8 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana, a od 12daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI (Tabela 18a i b).

Tabela 17. Dvofaktorska analiza varijanse na debljinu perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	1664.11	<0.001
Tretman	101.22	<0.001
Genotip*Tretman	18.30	<0.001

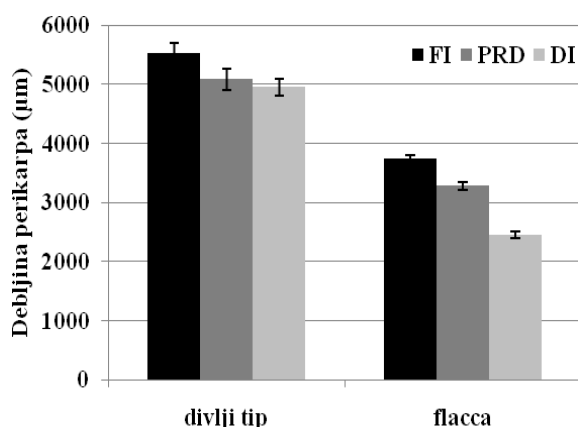
Kod divljeg tipa (Slika 31a) od 20 daa vrednosti debljine perikarpa u FI tretmanu su značajno veće u odnosu na tretmane redukovanog zalivanja (PRD i DI) ($p < 0.001$) (Tabela 18a). Tokom razvoja ploda debljina perikarpa u FI tretmanu raste oko 64 puta, dok se u uslovima redukovanog zalivanja ta vrednost manja za 5% (DI) a u PRD tretmanu veća za 10% u odnosu na FI tretman.

Kod *flacca* (Slika 31b) od 12 daa vrednosti debljine perikarpa u FI tretmanu su statistički značajno veće u odnosu na PRD i DI (Tabela 18b). Tokom razvoja ploda debljina perikarpa u FI tretmanu raste za oko 40 puta, dok su u uslovima redukovanog zalivanja ove vrednosti manje za 7,5% u PRD do 38% u DI tretmanu u odnosu na FI.

Tabela 18. Post hoc Fisher LSD test na debljinu perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	**	**	ns	***	***	FI/PRD	***	***	***	ns	***	***
FI/DI	ns	***	ns	ns	***	***	FI/DI	ns	***	***	***	***	***
PRD/DI	ns	*	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	***	***	ns	***	ns	***

Vrednosti za debljinu perikarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 32.



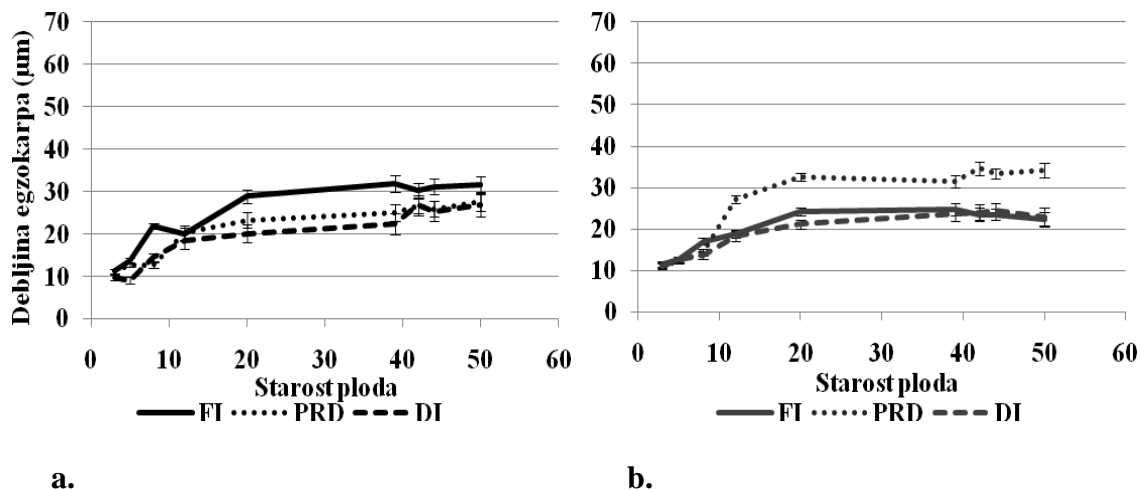
Slika 32. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na debljinu perikarpa zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Debljina perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($5533 \pm 162 \mu\text{m}$) nego kod *flacca* ($3736 \pm 65 \mu\text{m}$). Prema rezultatima Fisher LSD testa statistički je značajan efekat DI i PRD tretmana na konačnu debljinu perikarpa kod oba genotipa (Tabela 18). Debljina perikarpa zrelog ploda kod divljeg

tipa manja je za 8% (PRD) do 10% (DI), dok je kod *flacca* manja ($p < 0.001$) za 15% (PRD) do 35% (DI) u poređenju sa FI tretmanom.

5.3.2. Debljina egzokarpa

Vrednosti debljine egzokarpa ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slikama 33a i b.



Slika 33. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na debljinu egzokarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na debljinu egzokarpa utiče tretman, kao i interakcija genotipa i tretmana (Tabela 19).

Tabela 19. Dvofaktorska analiza varijanse na debljinu egzokarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	0.08	ns
Tretman	85.64	<0.001
Genotip*Tretman	153.71	<0.001

Debljina egzokarpa raste od 8 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana. Od 8 daa zabeležen je statistički značajan uticaj PRD i DI tretmana kod oba genotipa (Tabela 20a i b).

Kod divljeg tipa (Slika 33a) posle 5 daa debljina egzokarpa u FI tretmanu je statistički značajno veća ($p < 0.001$) u odnosu na tretmane redukovano zalivanja (PRD i

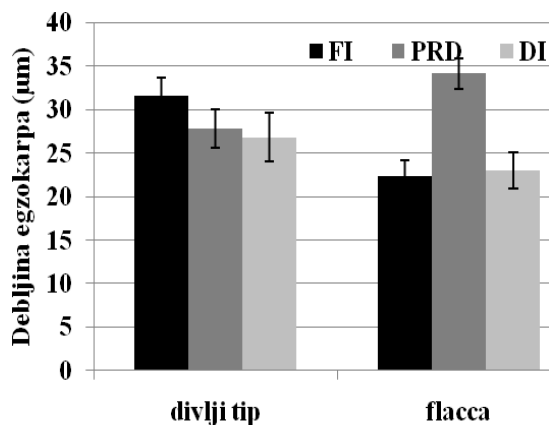
DI) (Tabela 20a). Tokom razvoja ploda (od 3 do 55 daa) debljina egzokarpa u FI tretmanu ukupno raste za oko 3 puta, dok su u uslovima redukovano zalivanja (PRD i DI) ove vrednosti manje za 10 % u odnosu na FI tretman.

Tabela 20. Post hoc Fisher LSD test na debljinu egzokarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima.

a)									b)								
Starost ploda	5	8	12	20	39	42	44	55		5	8	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	***	ns	***	***	*	***	**	FI/PRD	ns	*	***	***	***	***	***	***
FI/DI	**	***	ns	***	***	*	***	***	FI/DI	ns	ns	***	***	***	***	***	***
PRD/DI	*	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	ns	**	ns	*	ns	ns	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 33b) od 8 daa debljina egzokarpa u FI tretmanu statistički značajno je manja u odnosu na PRD (Tabela 20b). Tokom razvoja ploda debljina egzokarpa u FI tretmanu raste za oko 2 puta, dok je u uslovima redukovano zalivanja debljina egzokarpa veća za 50 % u PRD tretmanu a slična debljini egzokarpa u DI tretmanu u poređenju sa FI tretmanom.

Vrednosti za debljinu egzokarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 34.



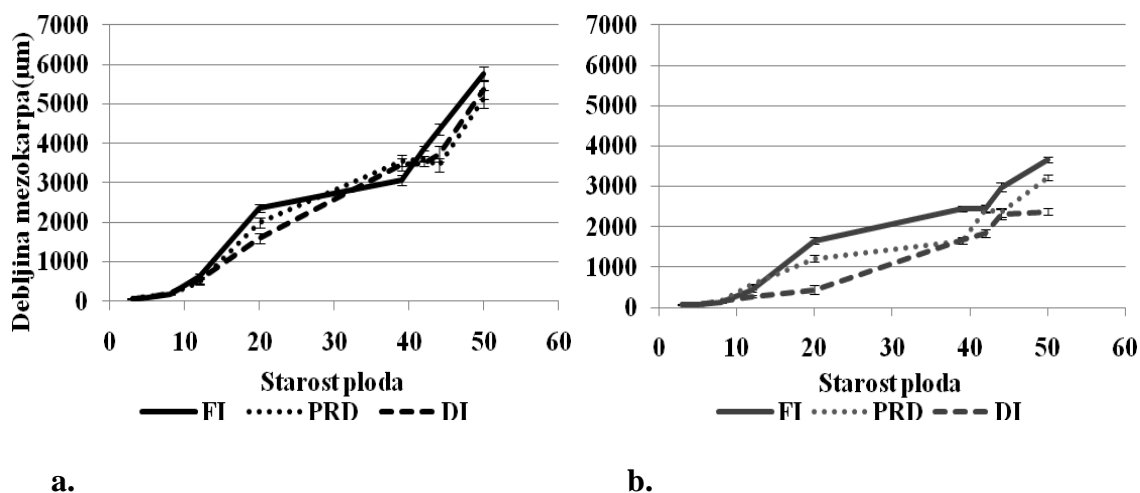
Slika 34. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na debljinu egzokarpa zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Debljina egzokarpa zrelog ploda a u grupi optimalno zalivanja biljaka kod plodova divljeg tipa je 32 ± 2 µm, a kod *flacca* 22 ± 2 µm. Debljina egzokarpa zrelog ploda kod divljeg tipa je manja za 10% (PRD) do 15% (DI), dok je kod *flacca* veća za 60% (PRD) ili ista u DI tretmanu u poređenju sa FI. Prema rezultatima Fisher LSD testa na konačnu debljinu egzokarpa, statistički je značajan efekat DI i PRD

kod divljeg tipa, a kod *flacca* samo efekat PRD tretmana ($p < 0.001$) (Tabela 20a i b).

5.3.3. Debljina mezokarpa

Promena debljine mezokarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 35a i b.



Slika 35. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na debljinu mezokarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse na debljinu mezokarpa utiču genotip i tretman, kao i interakcija genotipa i tretmana (Tabela 21). Debljina mezokarpa je statistički značajno veća kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Debljina mezokarpa raste od 8 daa kod oba genotipa (Tabela 22a i b).

Tabela 21. Dvofaktorska analiza varijanse na debljinu mezokarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	1522.92	<0.001
Tretman	101.35	<0.001
Genotip*Tretman	17.51	<0.001

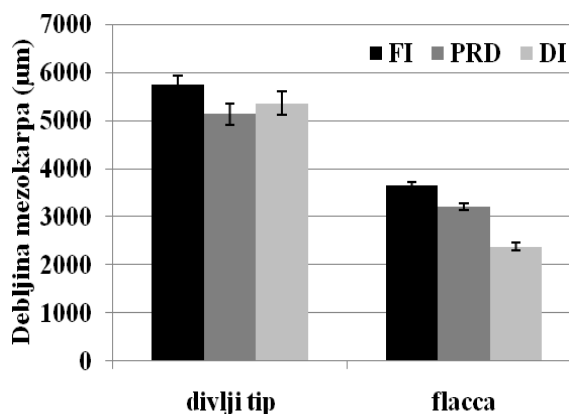
Kod divljeg tipa (Slika 35a) od 20 daa debljina mezokarpa je statistički značajno veća u FI tretmanu u odnosu na tretmane redukovano zalivanja (PRD i DI) ($p < 0.001$) (Tabela 22a).

Debljina mezokarpa kod genotipa *flacca* (Slika 35b) od 3 do 12 daa u FI tretmanu se, u odnosu na tretmane redukovano zalivanja (PRD i DI), ne razlikuje značajno. Nakon 20 daa debljina mezokarpa u FI je statistički značajno veća u odnosu tretmane redukovano zalivanja (PRD i DI) (Tabela 22b). Tokom perioda od 3 do 55 daa debljina mezokarpa u FI raste za oko 54 puta, dok je uslovima redukovano zalivanja taj rast manji za 10% u PRD do 40% u DI tretmanu.

Tabela 22. Post hoc Fisher LSD test na debljinu mezokarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	**	***	*	***	***	FI/PRD	ns	***	***	ns	***	***
FI/DI	ns	***	***	**	***	**	FI/DI	ns	***	***	***	***	***
PRD/DI	ns	*	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	**	***	ns	***	ns	***

Vrednosti za debljinu mezokarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 36.

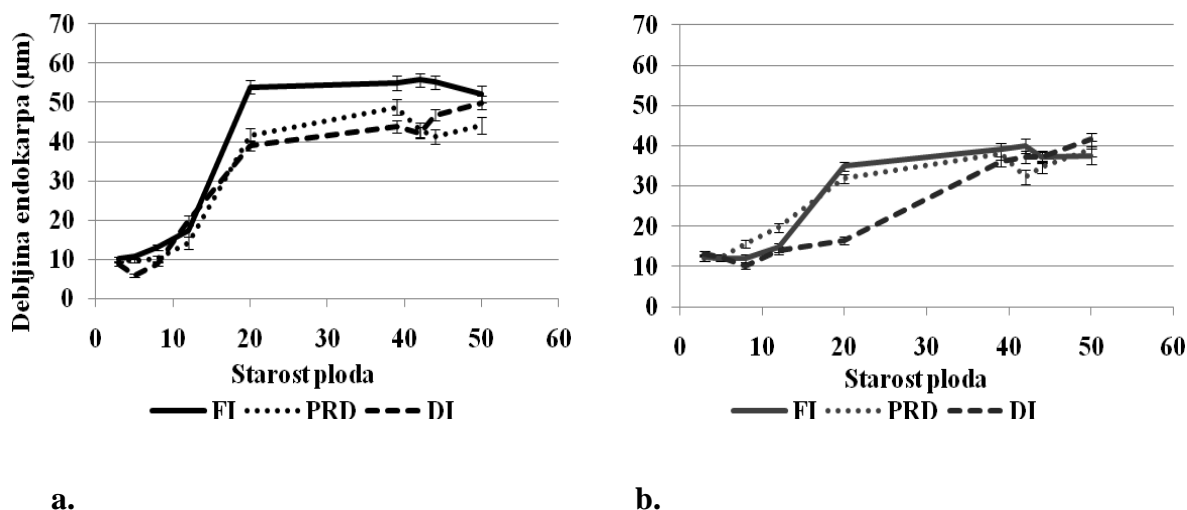


Slika 36. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na debljinu mezokarpa zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Debljina mezokarpa zrelog ploda u FI tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($5753 \pm 188 \mu\text{m}$), nego kod ploda genotipa *flacca* ($3656 \pm 65 \mu\text{m}$). Debljina mezokarpa zrelog ploda kod divljeg tipa značajno je manja za 8% (DI) do 10% (PRD), dok kod *flacca* manja za 10% (PRD) do 33% (DI) u poređenju sa FI tretmanom (Tabela 22 a i b).

5.3.4. Debljina endokarpa

Vrednosti debljine endokarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slikama 37a i b.



Slika 37. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na debljinu endokarpa kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na debljinu endokarpa utiču genotip i tretman, kao i interakcija genotipa i tretmana (Tabela 23). Debljina endokarpa statistički je značajno veća kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Debljina endokarpa raste sa početkom faze rasta ploda, od 12 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana, a od 20 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana (Tabela 24a i b).

Tabela 23. Dvofaktorska analiza varijanse na debljinu endokarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	155.58	<0.001
Tretman	24.16	<0.001
Genotip*Tretman	6.06	<0.01

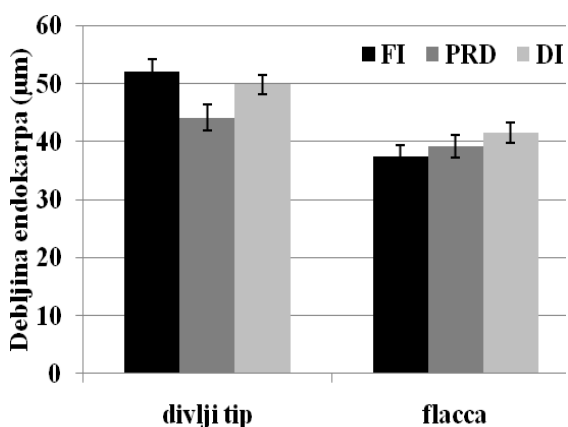
Kod divljeg tipa (Slika 37a) od 20 daa debljina endokarpa je statistički značajno veća u FI u odnosu na PRD i DI tretman (Tabela 24a).

Tabela 24. Post hoc Fisher LSD test na debljinu endokarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)									b)								
Starost ploda	5	8	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	5	8	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	ns	***	*	ns	ns	**	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns
FI/DI	*	ns	ns	***	***	ns	***	ns	FI/DI	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	*	ns	*	ns	ns	*	PRD/DI	ns	*	*	***	ns	ns	ns	ns

Debljina endokarpa kod *flacca* (Slika 37b) od 3 do 55 daa u FI tretmanu u odnosu na uslove redukovano zalivanja (PRD i DI), se ne razlikuje značajno (Tabela 24b). Tokom rasta ploda debljina endokarpa se uveća za oko 3 puta u sva tri tretmana zalivanja.

Vrednosti za debljinu endokarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 38.



Slika 38. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na debljinu endokarpa zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Debljina endokarpa zrelog ploda a u FI tretmanu je veća kod plodova divljeg tipa ($52 \pm 2 \mu\text{m}$), nego kod *flacca* ($37 \pm 2 \mu\text{m}$). Debljina endokarpa zrelog ploda kod divljeg tipa je manja 17% (PRD) u poređenju sa FI tretmanom, dok kod *flacca* tretmani PRD i DI nemaju uticaja na debljinu endokarpa.

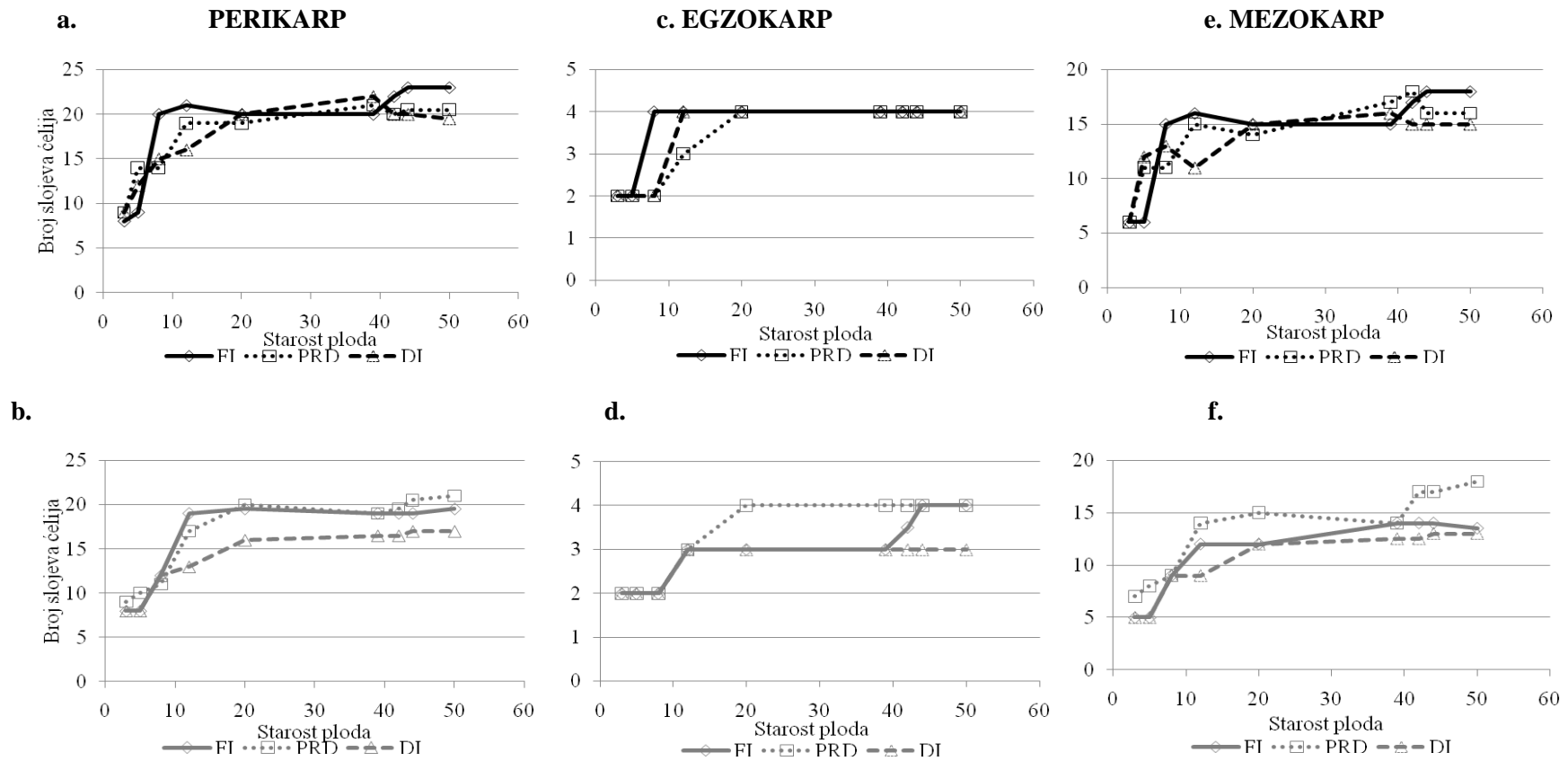
5.3.5. Broj slojeva ćelija u perikarpu

Konačan broj slojeva ćelija perikarpa kod divljeg tipa se najbrže formira u FI tretmanu, tako da već 8 daa dostiže maksimalnu vrednost od 22 sloja (Slika 39 a), dok se u uslovima redukovano zalivanja (PRD i DI) maksimalni broj slojeva ćelija perikarpa formira oko 20 daa i iznosi 20 slojeva. Kod *flacca* (Slika 39 b), konačan broj slojeva ćelija perikarpa je isti u FI i PRD tretmanu, formira se 20 daa u PRD tretmanu a i oko 44 daa u FI, dok je u DI broj slojeva manji i iznosi 17, a formira se 39 daa.

Broj slojeva ćelija egzokarpa kod divljeg tipa i *flacca* kreće se od dva do četiri tokom razvoja ploda (Slika 39 c i d). Kod divljeg tipa u FI tretmanu konačan broj slojeva ćelija egzokarpa se formira 10 daa, a kod *flacca* kasnije, tek oko 39 daa.

Broj slojeva ćelija mezokarpa se razlikuje kod divljeg tipa i *flacca* i kreće se od četiri do osamnaest tokom razvoja ploda (Slika 39 e i f). Kod divljeg tipa, konačan broj slojeva ćelija mezokarpa se formira 42 daa i iznosi 17, a isti broj slojeva ćelija se formira i u PRD ali nešto ranije (oko 39 daa), dok maksimalni broj slojeva u DI tretmanu iznosi 15 i formira se oko 39 daa. Kod genotipa *flacca*, najveći broj slojeva ćelija mezokarpa se formira u PRD gde iznosi 18, dok u FI tretmanu ima ukupno 14 slojeva, a u DI tretmanu 13 slojeva.

Prosečne vrednosti broja slojeva ćelija perikarpa, egzokarpa i mezokarpa kod oba genotipa u svim tretmanima prikazane su na Slici 39 a do f.

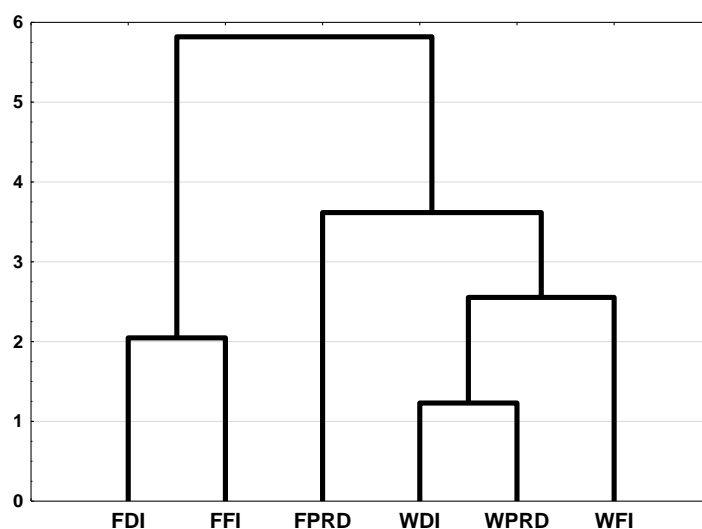


Slika 39. Broj slojeva ćelija perikarpa (a i b), egzokarpa (c, d) i mezokarpa (e, f) kod divljeg tipa (a, c, e) i *flacca* (b, d, f), u tri tretmana zalivanja (FI, PRD, DI)

5.3.6. Uporedna analiza anatomskih parametara rasta ploda

Analiza anatomskih parametara zrelog ploda

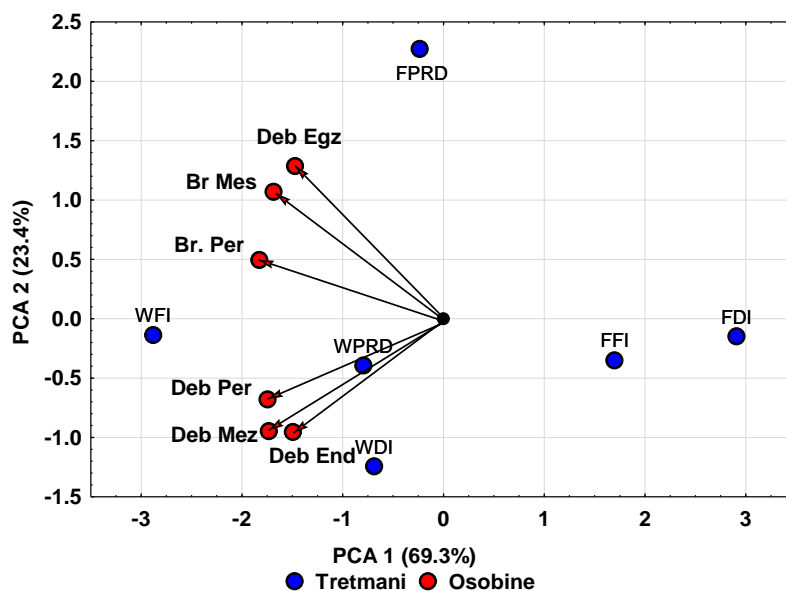
Klaster analiza anatomskih parametara je urađena na matrici srednjih vrednosti parametara zrelog ploda. U analizu su uključene sledeće osobine: debljina perikarpa, egzokarpa, mezokarpa i endokarpa, broj slojeva ćelija perikarpa i mezokarpa. Broja slojeva ćelija egzokarpa nije uključen u analizu jer se tretmani i genotipovi po ovoj osobini ne razlikuju. Dendrogram je prikazan na Slici 40.



Slika 40. Klaster analiza anatomskih osobina posmatranih tretmana kod zrelog ploda.

Sa Slike 40 se uočava da se anatomske osobine ploda razdvajaju po tretmanima u dva klastera. Prvi klaster čine DI i FI tretmani genotipa *flacca* dok drugi klaster čine svi tretmani divljeg tipa i PRD tretman genotipa *flacca*. Primećuje se da u fazi zrelog ploda ne postoje značajne razlike između FI i DI tretmana kod *flacca*, a velika sličnost između ova dva tretmana se ogleda uglavnom u debljini egzokarpa i endokarpa, broju slojeva ćelija mezokarpa ali ne i u debljini perikarpa. Iz drugog klastera se zapaža jasan uticaj vodnog deficita na parametre plodova kod divljeg tipa, gde se jasno vidi uticaj PRD i DI tretmana u odnosu na FI tretman. Sličnost između svih tretmana divljeg tipa i PRD tretmana *flacca* se odnosi na parametre debljine egzokarpa i endokarpa, kao i broj slojeva ćelija perikarpa i mezokarpa (Slika 40).

Da bi utvrdili najznačajnije karakteristike ovih klastera primenjena je metoda analize glavnih komponenti (PCA) čiji su rezultati dati na Slici 41. Prve dve ose zajedno prikazuju 92, 8% originalnih podataka.



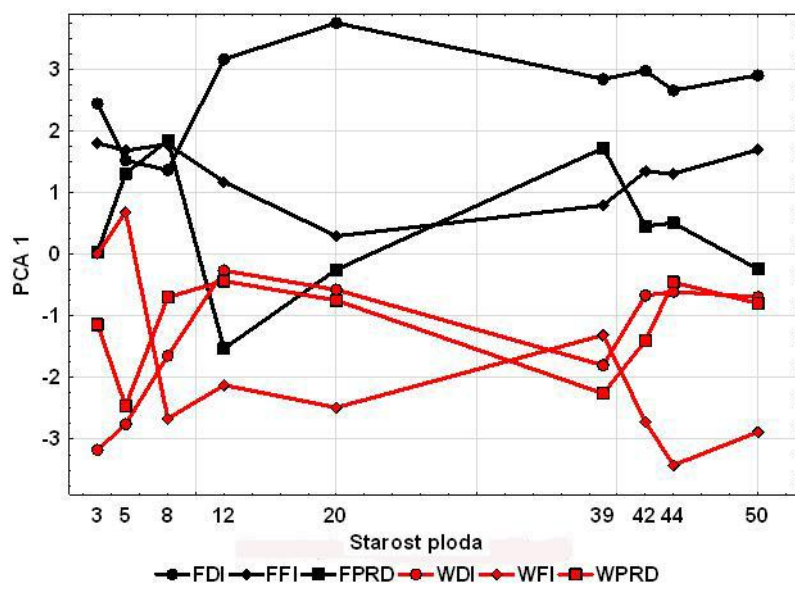
Slika 41. Grafički prikaz analize osnovnih komponenti anatomskih parametara zrelog ploda u prostoru prve i druge ose. Plavi kružići označavaju kombinacije genotip-tretman a crveni kružići označavaju merene parametre. Prvo slovo u nazivu označava genotip, dok ostatak naziva označava vodni režim.

Sa Slike 41 se uočava da se duž prve ose razdvajaju genotipovi. Velika razdaljina u tretmanima (FI, PRD i DI) kod *flacca* ukazuje na veliki uticaj suše na anatomske parametre razvoja ploda. Divlji tip se odlikuje većom debljinom perikarpa, mezokarpa i endokarpa u odnosu na sve tretmane genotipa *flacca*. Osobine po kojima je PRD tretman *flacca* sličan tretmanima divljeg tipa su debljina egzokarpa i broj slojeva ćelija mezokarpa i perikarpa (Slika 41).

Analiza morfoloških parametara ploda u toku ispitivanog vremenskog intervala

Da bi se utvrdio međusobni odnos posmatranih tretmana tokom vremena korišćenjem anatomskih parametara ploda urađena je analiza glavnih komponenti (PCA) od 8 do 55 daa, koja je prikazana na Slici 42. Uočava se da su genotipovi po anatomskim karakteristikama ploda značajno međusobno slični do 20 daa, ta sličnost je najveća za anatomske parametre ploda u PRD tretmanu *flacca* sa PRD i DI tretmanom

kod WT u periodu od 8 do 20 daa. Nakon 20 daa potpuno se grupišu svi anatomski parametri rasta ploda po genotipovima sa razlikama u pojedinim tretmanima. Usled toga anatomski parametri PRD tretmana genotipa *flacca* postaju slični FI tretmanu genotipa *flacca* i znatno različiti u poređenju sa DI tretmanom genotipa *flacca*. Nasuprot tome, anatomski parametri ploda zrelih plodova *flacca* u PRD u periodu pred zrenje postaju slični parametrima divljeg tipa u PRD i DI tretmanima.



Slika 42. Prikaz analize osnovnih komponenti anatomskih parametara ploda tokom razvoja u prostoru prve ose od 3 do 55 daa (crvenom bojom je označen divlji tip a crnom *flacca*. DI tretman je označen kružićima, FI tretman romboidima a PRD tretman kvadratićima)

Kod divljeg tipa anatomski parametri rasta ploda u tretmanima redukovano zalivanja se značajno razlikuju od FI tretmana nakon 40 daa (Slika 42). Anatomske karakteristike ploda koje najviše utiču na razdvajanje tretmana za svaki od posmatranih dana su prikazane u Tabeli 25. Kod svih anatomskih parametara vrednosti od 12 daa su negativne a sa druge strane se zapaža da se na negativnom delu na Slici 42 nalaze samo tretmani divljeg tipa, što samo potvrđuje prethodne rezultate da su u tretmanima divljeg tipa dobijene maksimalne vrednosti za sve posmatrane anatomske parametre ploda. Interesantno je da se pozitivne vrednosti uočavaju u Tabeli 25 samo za 3 daa (za sva četiri parametra debljine perikarpa) što nam govori da u ovoj fazi razvoja ploda *flacca* beleži veće vrednosti ovih parametara u odnosu na divlji tip, a nakon toga debljine perikarpa i svih njegovih delova su veće kod divljeg tipa sve do 55 daa.

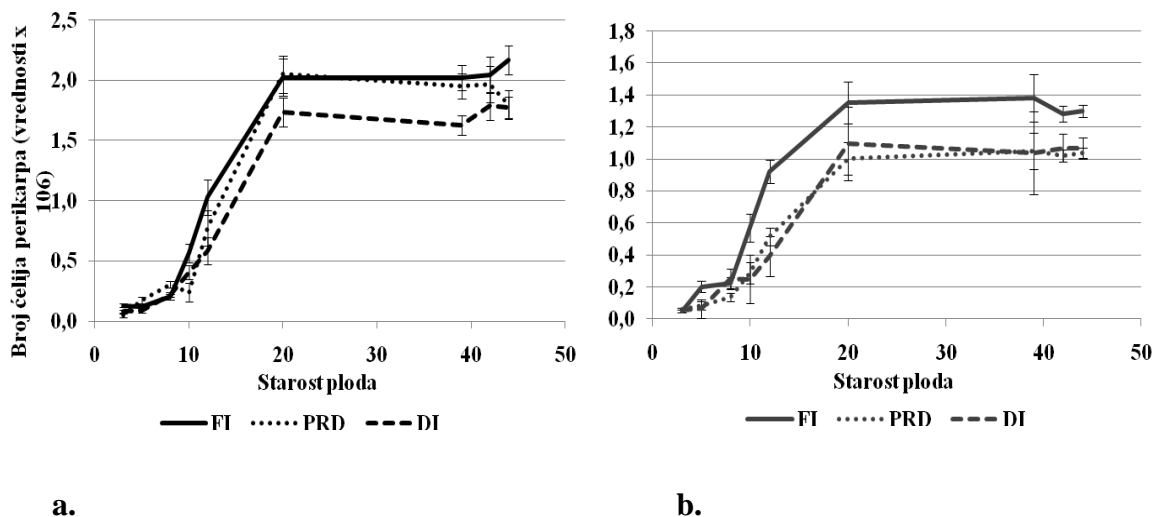
Tabela 25. PCA analiza za prvu osu za 3, 5, 8, 10, 12, 20, 39, 42, 44 i 55 daa.

	Faktor 1 za 3daa	Faktor 1 za 5daa	Faktor 1 za 8daa	Faktor 1 za 12daa	Faktor 1 za 20daa	Faktor 1 za 39daa	Faktor 1 za 42 daa	Faktor 1 za 44 daa	Faktor 1 za 55 daa
Debljina perikarpa	0.982	-0.875	-0.880	-0.859	-0.939	-0.989	-0.938	-0.891	-0.873
Deblina mezokarpa	0.952	-0.772	-0.918	-0.989	-0.936	-0.979	-0.964	-0.898	-0.868
Debljina egzokarpa	0.710	0.591	-0.465	-0.547	-0.452	0.053	-0.428	-0.500	-0.736
Debljina endokarpa	0.928	0.880	0.329	-0.646	-0.967	-0.812	-0.750	-0.884	-0.747
Broj slojeva ćelija perikarpa	-0.768	-0.912	-0.926	-0.718	-0.894	-0.921	-0.958	-0.957	-0.914
Broj slojeva ćelija mezokarpa	-0.551	-0.937	-0.978	-0.870	-0.751	-0.953	-0.817	-0.845	-0.843
% objašnjene varijanse	68.791	69.934	62.570	61.725	71.002	72.573	68.990	71.033	69.345

5.4. Citolška analiza perikarpa tokom razvoja plodova

5.4.1. Broj ćelija dobijen metodom maceracije perikarpa

Vrednosti broja ćelija perikarpa tokom razvoja kod divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slikama 43a i b.



Slika 43. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na broj ćelija dobijen metodom maceracije perikarpa kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na broj ćelija perikarpa značajno utiče genotip i tretman (Tabela 26). Broj ćelija perikarpa značajno je veći kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Broj ćelija perikarpa značajno raste od 8 do 20 daa kod

oba genotipa u sva tri tretmana. Od 10 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana na broj ćelija perikarpa kod oba genotipa (Tabela 27a i b).

Tabela 26. Dvofaktorska analiza varijanse na broj ćelija perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	4507,9535	<0.001
Tretman	237,01221	<0.001
Genotip*Tretman	3,9414924	n.s.

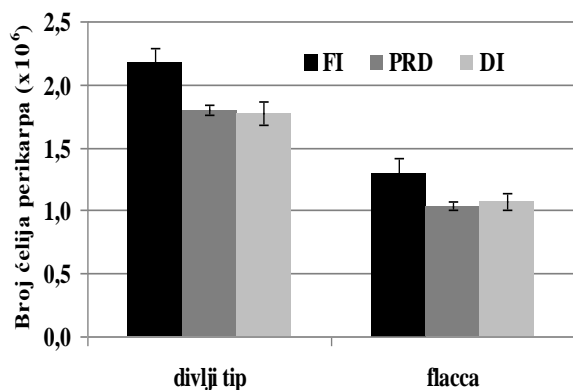
Kod divljeg tipa (Slika 43a) od 8 do 20 daa postoji statistički značajan rast broja ćelija perikarpa u FI i PRD tretmanu, dok je u DI tretmanu značajan rast uočen u periodu od 20 do 42 daa. Statistički značajna razlika broja ćelija perikarpa kod divljeg tipa zabeležena je između FI/DI i PRD/DI u periodu od 12 do 39 daa (Tabela 27a).

Tabela 27. Post hoc Fisher LSD test na broj ćelija perikarpa dobijen metodom maceracije perikarpa pektinaze divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima.

a)										b)									
Starost ploda	3	5	8	10	12	20	39	42	44	Starost ploda	3	5	8	10	12	20	39	42	44
FI/PRD	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	*	FI/PRD	ns	ns	ns	*	**	*	*	*	*
FI/DI	ns	ns	ns	ns	**	*	*	ns	*	FI/DI	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	ns	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 43b) od 8 do 20 daa postoji statistički značajan rast u broju ćelija perikarpa u FI tretmanu, dok je u PRD i DI tretmanu značajan rast uočen nešto kasnije i kraće traje, posebno u DI tretmanu od 12 do 20 daa. Posle 10 daa broj ćelija perikarpa u FI tretmanu je veći nego u PRD ($p < 0.05$) (Tabela 27b). Vrednosti za broj ćelija perikarpa starosti blizu faze zrenja (44 daa) prikazane su na Slici 44.

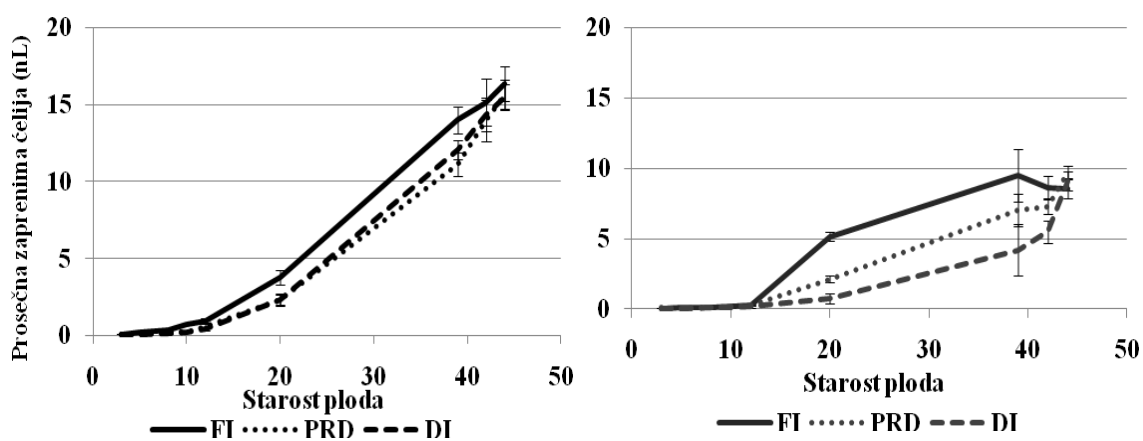
Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse genotipovi se razlikuju međusobno, značajan je efekat DI tretmana kod divljeg tipa i PRD tretmana kod *flacca* (Tabela 27). Broj ćelija u FI tretmanu veći je kod plodova divljeg tipa ($2,2 \pm 0,1 \times 10^6$) u odnosu na broj ćelija perikarpa kod *flacca* ($1,3 \pm 0,03 \times 10^6$). Broj ćelija perikarpa blizu faze zrenja kod divljeg tipa je manji za 20% u PRD i DI, dok je kod *flacca* manji za 25% (PRD) ($p < 0.05$) u poređenju sa FI tretmanom.



Slika 44. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na broj ćelija (44 daa) divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

5.4.2. Prosečna zapremina ćelija perikarpa maceriranih pomoću enzima pektinaze

Zapremina ćelija perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 45a i b.



a.

b.

Slika 45. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na prosečnu zapreminu ćelija perikarpa tokom razvoja kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse na prosečnu zapreminu ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze utiče genotip, ali ne utiče tretman (Tabela 28). Prosečna zapremina ćelija perikarpa je značajno veća kod divljeg tipa u poređenju sa *flacca*. Prosečna zapremina ćelija raste od 12 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana a od 20 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana (Tabela 29a i b).

Tabela 28. Dvofaktorska analiza varijanse na zapreminu ćelija dobijenih maceracijom pomoću pektinaze. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

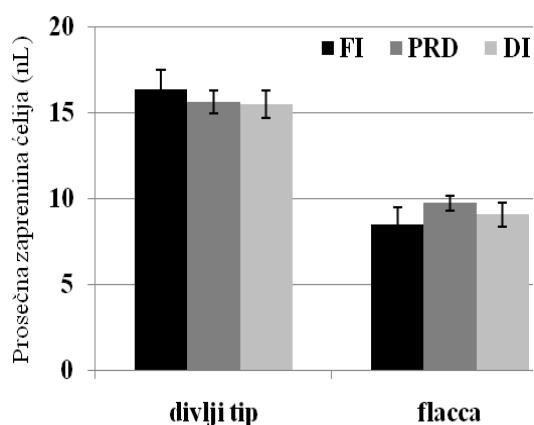
	F	p
Genotip	1332,315	<0.001
Tretman	112,512	n.s.
Genotip*Tretman	2,499	n.s.

Kod divljeg tipa i genotipa *flacca* (Slika 45a i b) od 20 do 39 daa zapremina ćelija perikarpa u FI tretmanu je veća u odnosu na tretmane redukovanog zalivanja, DI ($p < 0.01$) i PRD ($p < 0.05$) (Tabela 29a i b), ali se u fazi zrelog ploda te razlike ne uočavaju.

Tabela 29. Post hoc Fisher LSD test na prosečnu zapreminu ćelija perikarpa dobijenih maceracijom u rastvoru pektinaze divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 8. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)								b)							
Starost ploda	8	10	12	20	39	42	44	Starost ploda	8	10	12	20	39	42	44
FI/PRD	ns	ns	ns	*	*	ns	ns	FI/PRD	ns	ns	ns	*	*	ns	ns
FI/DI	ns	ns	ns	**	**	ns	ns	FI/DI	ns	ns	ns	**	**	*	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns

Vrednosti zapremine ćelija perikarpa starog 44 daa prikazane su na Slici 46.



Slika 46. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na prosečnu zapreminu ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze (44 daa) divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost \pm standardna greška)

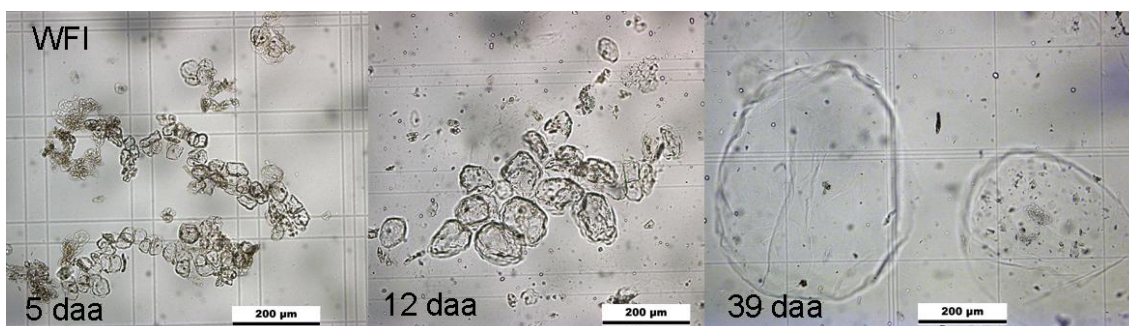
Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da nema statistički značajnog efekta PRD i DI tretmana na zapreminu ćelija perikarpa u fazi ploda blizu faze zrenja (Tabela 29a i b). Prosečna zapreminu ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze u FI

tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($16,3 \pm 1,1$ nL), dok je prosečna zapremina ćelija perikarpa genotipa *flacca* skoro dva puta manja, iznosi $8,5 \pm 0,8$ nL.

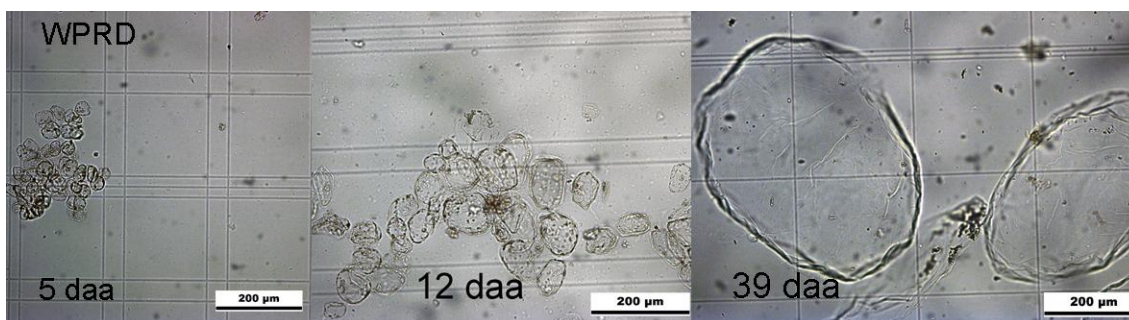
5.4.3. Veličina ćelija perikarpa dobijena metodom maceracije perikarpa

Na Slici 47. prikazane su ćelije perikarpa divljeg tipa i *flacca* u sva tri tretmana zalivanja (FI, PRD i DI) u tri faze razvoja 5, 12 i 39 daa plodova.

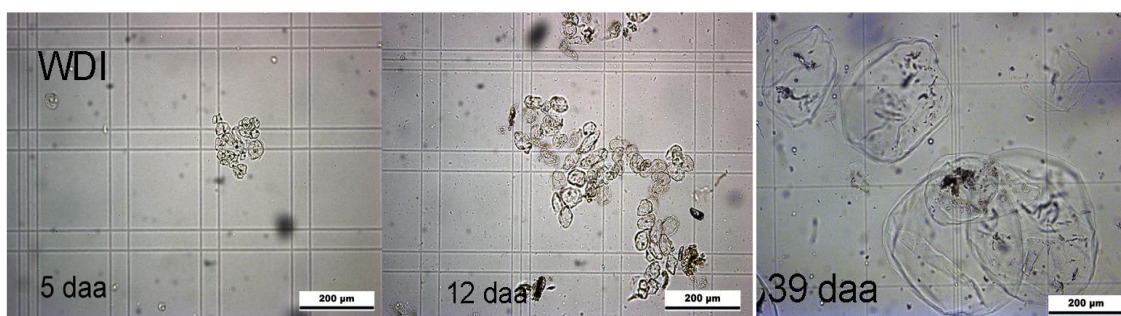
A.



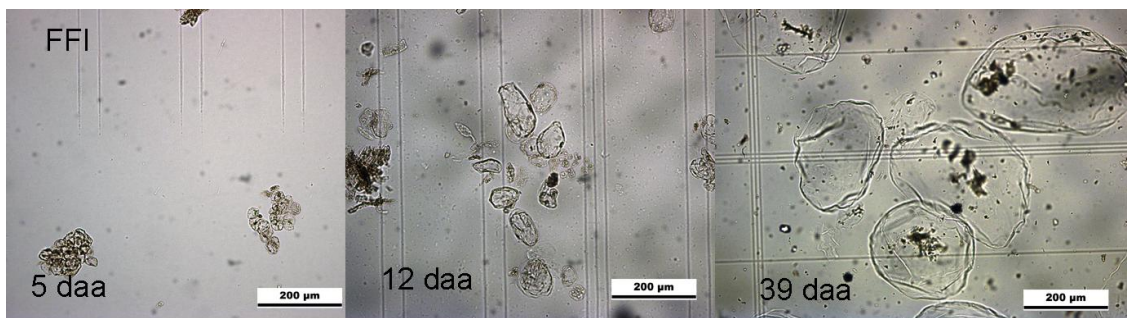
B.



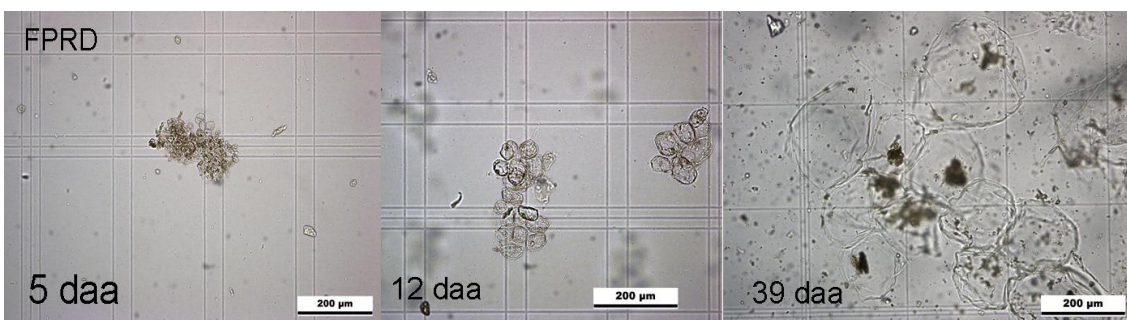
C.



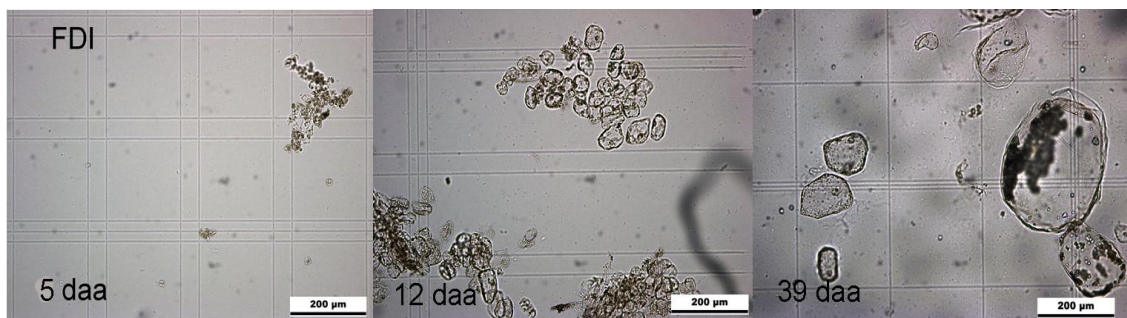
D.



E.



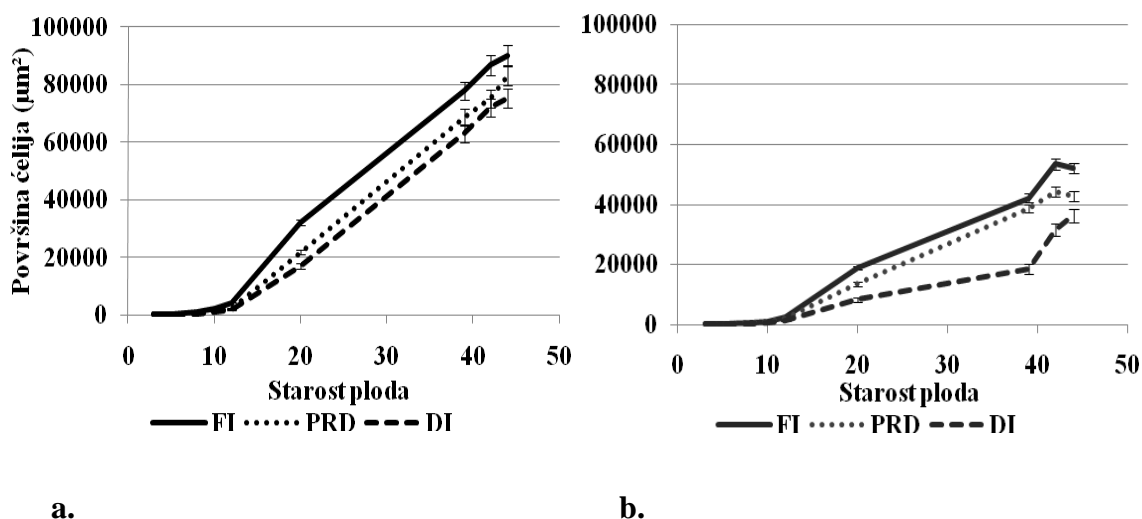
F.



Slika 47. Prikaz ćelija perikarpa ploda paradajza maceriranih pomoću pektinaze kod divljeg tipa (A, B, C) i *flacca* (D, E, F) u FI, PRD i DI tretmanima, ploda starosti 5, 12 i 39 daa. Slike su dobijene objektivom uvećanja 10 x.

Površina ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze

Vrednosti površine ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 48a i b.



Slika 48. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na površinu maceriranih ćelija perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija perikarpa utiču genotip i tretman, kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 30). Površina ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze je veća kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Površina ćelija raste od 12 do 44 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana, a od 20 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana na površinu ćelija (Tabela 31).

Tabela 30. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu maceriranih ćelija perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	1118.14	<0.001
Tretman	107.11	<0.001
Genotip*Tretman	3.52	<0.05

Kod divljeg tipa (Slika 48a) od 20 daa površina ćelija perikarpa u FI tretmanu je veća u odnosu na PRD i DI ($p < 0.001$) (Tabela 31a). Tokom razvoja ploda površina ćelija perikarpa kod divljeg tipa u FI tretmanu raste za oko 390 puta dok su u uslovima

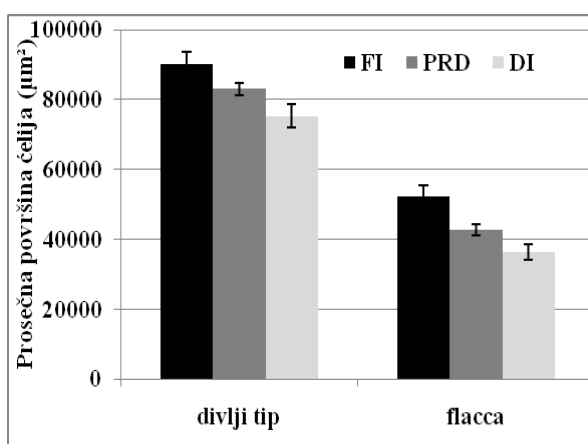
redukovanog zalivanja ove vrednosti manje za 23% (DI) do 33% (PRD) u odnosu na FI tretman.

Tabela 31. Post hoc Fisher LSD test površine ćelija perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 8. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)								b)							
Starost ploda	8	10	12	20	39	42	44	Starost ploda	8	10	12	20	39	42	44
FI/PRD	ns	ns	ns	***	***	***	**	FI/PRD	ns	ns	ns	***	*	***	**
FI/DI	ns	ns	ns	***	***	***	***	FI/DI	ns	ns	ns	***	***	***	***
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	*	ns	**	PRD/DI	ns	ns	ns	***	***	***	***

Kod *flacca* (Slika 48b) posle 20 daa površina ćelija perikarpa u FI tretmanu je veća u odnosu na tretmane redukovanog zalivanja, a značajno manja površina ćelija je uočena u PRD i DI tretmanu do 44 daa ($p < 0.001$) (Tabela 31b). Tokom razvoja ploda površina ćelija perikarpa u FI tretmanu se uveća za 350 puta dok je u uslovima redukovanog zalivanja ta vrednost manja za 23% u PRD tretmanu i 11% u DI tretmanu u odnosu na FI tretman.

Vrednosti površine ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze ploda starosti blizu faze zrenja (44 daa) prikazane su na Slici 49.



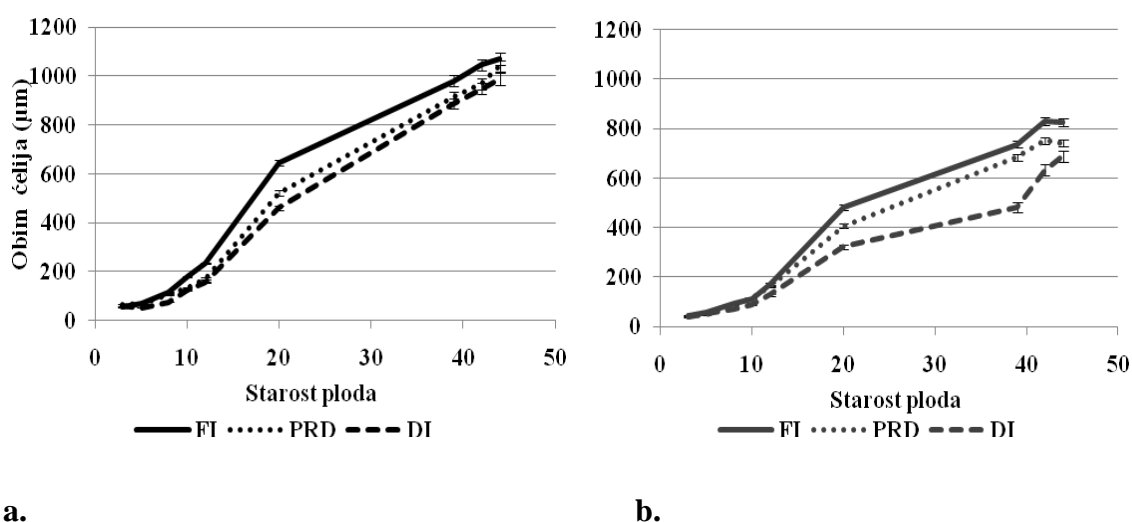
Slika 49. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze (44 daa) divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji značajan uticaj tretmana PRD i DI na površinu ćelija (Tabela 31a i b). Površina ćelija perikarpa kod ploda blizu faze zrenja u FI tretmanu veća je kod divljeg tipa ($90048 \pm 3534 \mu\text{m}^2$), u odnosu na *flacca* ($52136 \pm 1854 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija perikarpa kod divljeg tipa manja je za 8%

(PRD) do 12% (DI), dok je kod genotipa *flacca* te vrednosti znatno manje, za 16% (PRD) do 27% (DI) ($p < 0.01$, $p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom.

Obim ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze

Vrednosti obima ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 50a i b.



Slika 50. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na obim kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na obim ćelija perikarpa utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotipa i tretmana. Prosečan obim ćelija perikarpa značajno je veći kod divljeg tipa u odnosu na *flacca* (Tabela 32). Prosečan obim ćelija značajno raste od 8 do 44 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana, a od 8 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana, koji zavisi od vrste tretmana i genotipa (Tabela 33).

Tabela 32. Dvofaktorska analiza varijanse na obim ćelija perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	1431.04	<0.001
Tretman	209.6	<0.001
Genotip*Tretman	8.96	<0.001

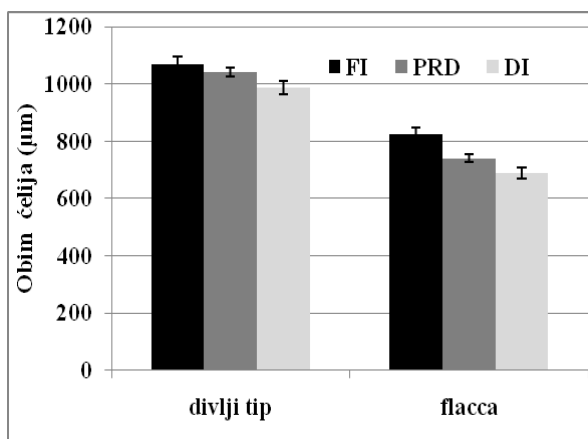
Kod divljeg tipa (Slika 50a) od 8 do 44 daa obim ćelija perikarpa u FI tretmanu je veći u odnosu na DI ($p < 0.001$) (Tabela 33a). Tokom razvoja ploda obim ćelija u FI tretmanu se uveća za 20 puta, slično kao i u PRD tretmanu, dok su u uslovima redukovano zalivanja ove vrednosti manje za 15% (DI).

Tabela 33. Post hoc Fisher LSD test na obim ćelija perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 8. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)								b)							
Starost ploda	8	10	12	20	39	42	44	Starost ploda	8	10	12	20	39	42	44
FI/PRD	ns	*	**	***	***	***	ns	FI/PRD	ns	ns	ns	***	***	***	***
FI/DI	*	**	***	***	***	***	***	FI/DI	ns	ns	**	***	***	***	***
PRD/DI	ns	ns	ns	**	ns	ns	**	PRD/DI	ns	*	*	***	***	***	***

Kod *flacca* (Slika 50b), od 12 do 44 daa obim ćelija perikarpa u FI tretmanu je veći u odnosu na DI ($p < 0.001$) (Tabela 33b). Tokom razvoja ploda obim ćelija u FI tretmanu raste za oko 18 puta, dok je ta vrednost manja za 11% u PRD i 24% u DI tretmanu.

Vrednosti za prosečan obim ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze ploda starosti blizu faze zrenja (44 daa) prikazane su na Slici 51.



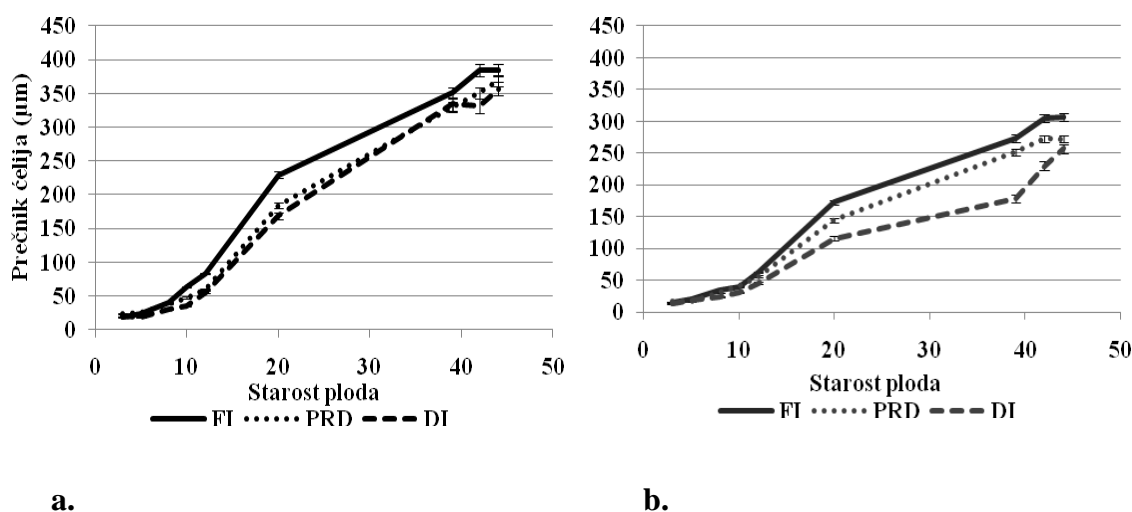
Slika 51. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na obim ćelija perikarpa divljeg tipa i *flacca* (44 daa) (Srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj tretmana PRD i DI na konačnu površinu ćelija perikarpa genotipa *flacca*, a samo DI tretmana kod divljeg tipa (Tabela 33a i b). Prosečan obim ćelija perikarpa najveći je u FI tretmanu kod plodova divljeg tipa ($1070 \pm 26 \mu\text{m}$), dok je kod *flacca* manji i

iznosi $824 \pm 16 \mu\text{m}$. Prosečan obim ćelija perikarpa divljeg tipa manji je za 7% (DI), dok kod *flacca* manji za 10% (PRD) do 15% (DI) poređenju sa FI tretmanom ($p < 0.001$).

Prečnik ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze

Vrednosti prečnika ćelija perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 52a i b.



Slika 52. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na prečnik maceriranih ćelija perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na prečnik ćelija perikarpa utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotipa i tretmana (Tabela 34). Prosečan prečnik ćelija perikarpa je veći kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Prosečan prečnik ćelija raste od 5 do 44 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana a od 10 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana, mada uticaj tretmana zavisi od genotipa (Tabela 35).

Tabela 34. Dvofaktorska analiza varijanse na prečnik ćelija perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	1059,35	<0.001
Tretman	170,64	<0.001
Genotip*Tretman	4,58	<0.001

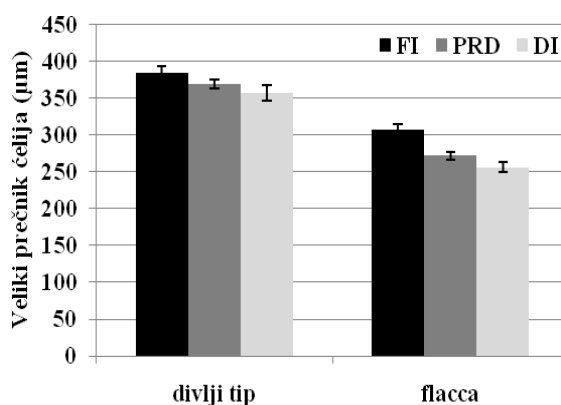
Kod divljeg tipa (Slika 52a) od 12 daa, prečnik ćelija perikarpa u FI tretmanu je veći u odnosu na DI od 12 daa ($p < 0.001$) (Tabela 35b). Tokom rasta plodova prosečan prečnik ćelija perikarpa u FI tretmanu raste za oko 21 put dok su u uslovima redukovano zalivanja taj rast manji za 24% u PRD i 13% u DI u odnosu na FI tretman.

Tabela 35. Post hoc Fisher LSD test na prečnik ćelija perikarpa maceriranih pomoću pektinaze divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 8. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)								b)							
Starost ploda	8	10	12	20	39	42	44	Starost ploda	8	10	12	20	39	42	44
FI/PRD	ns	*	**	***	**	***	*	FI/PRD	ns	ns	ns	***	***	***	***
FI/DI	ns	**	***	***	ns	***	***	FI/DI	ns	ns	**	***	***	***	***
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	PRD/DI	ns	ns	*	***	***	***	**

Kod *flacca* (Slika 52b), od 12 daa, prečnik ćelija perikarpa u FI tretmanu genotipa *flacca* je veći u odnosu na DI od 12 daa ($p < 0.001$) (Tabela 35b). Tokom rasta plodova prosečan prečnik ćelija u FI tretmanu kod *flacca* se uveća za 20 puta dok je u uslovima redukovano zalivanja ta vrednost manja za 5% u DI tretmanu do 15% u PRD u odnosu na FI tretman.

Vrednosti za prečnik ćelija perikarpa iz rastvora pektinaze starog 44 daa prikazane su na Slici 53.



Slika 53. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na prečnik ćelija perikarpa (44 daa) divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost \pm standardna greška)

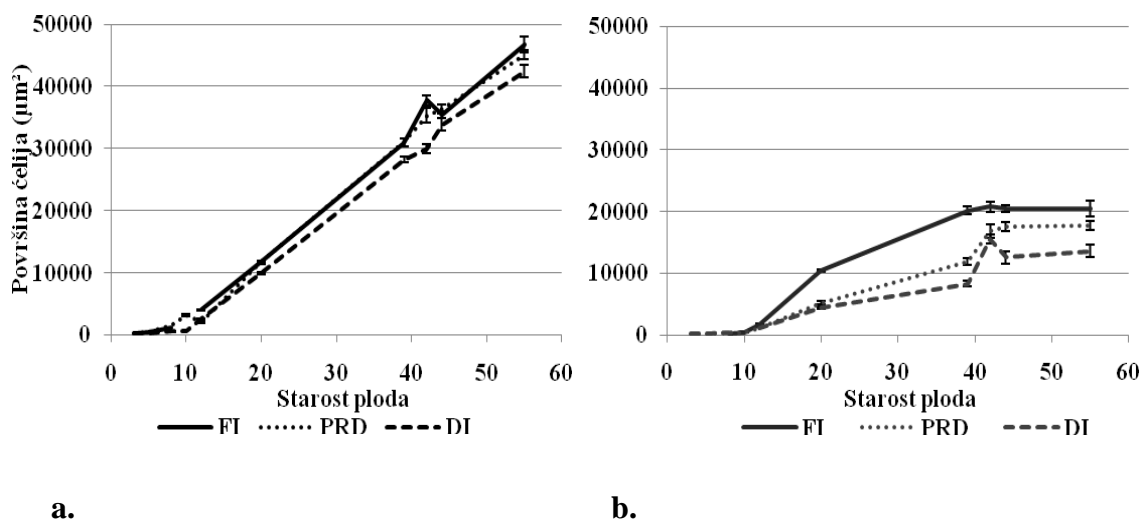
Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji značajan uticaj PRD i DI tretmana na konačni prečnik ćelija kod oba genotipa (Tabela 35 a i b). Prečnik ćelija perikarpa u FI tretmanu veći je kod plodova divljeg tipa ($385 \pm 9 \mu\text{m}$), u odnosu na *flacca* ($307 \pm 6 \mu\text{m}$). Prečnik ćelija perikarpa kod divljeg tipa manji je za 3%

(PRD) do 7% (DI), dok je kod *flacca* manji za 12% (PRD) do 17% (DI) u poređenju sa FI tretmanom ($p < 0.001$).

5.4.3. Veličina ćelija merena sa anatomskih preseka

Površina ćelija perikarpa merena sa anatomskih preseka

Vrednosti površine ćelija perikarpa merenih sa anatomskih preseka tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slikama 58a i b.



Slika 58. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na površinu ćelija perikarpa sa anatomskih preseka tokom razvoja kod divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija perikarpa sa anatomskih preseka utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 36).

Tabela 36. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	23,141	<0.001
Tretman	656,852	<0.001
Genotip*Tretman	122,839	<0.001

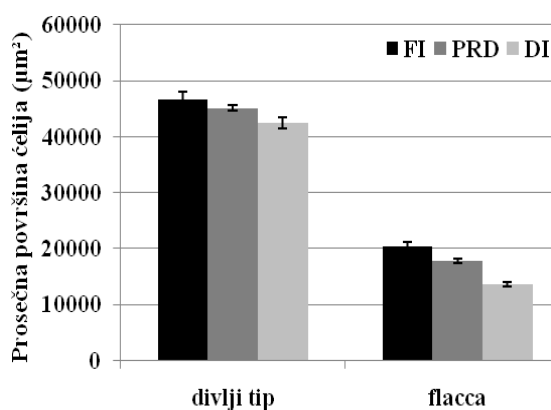
Površina ćelija perikarpa je veća kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Površina ćelija sa anatomskih preseka raste od 10 do 44 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana a od 12 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana, a stepen uticaja zavisi od genotipa (Tabela 37).

Kod divljeg tipa (Slika 58a) od 12 daa površina ćelija perikarpa u FI tretmanu je veća u odnosu na DI ($p < 0.001$) (Tabela 37a). Tokom razvoja ploda površina ćelija perikarpa kod divljeg tipa u FI i PRD tretmanu raste oko 204 puta, dok se u DI tretmanu taj rast manji za 3% u odnosu na FI tretman.

Tabela 37. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	***	ns	ns	***	ns	FI/PRD	ns	***	***	***	***	***
FI/DI	***	***	***	***	***	***	FI/DI	***	ns	***	***	***	***
PRD/DI	***	***	***	***	***	***	PRD/DI	***	ns	***	***	***	***

Kod *flacca* (Slika 58b), slično kao i kod divljeg tipa, od 12 daa površina ćelija perikarpa u FI tretmanu je veća u odnosu na tretmane redukovano zalivanja ($p < 0.001$) (Tabela 37a i b). Tokom rasta ploda površina ćelija perikarpa u FI tretmanu raste 110 puta, dok je ta vrednost manja za 30% u PRD do 50% u DI ($p < 0.001$) u odnosu na FI tretman. Vrednosti površine ćelija perikarpa sa anatomskih preseka zrelog ploda prikazane su na Slici 59.

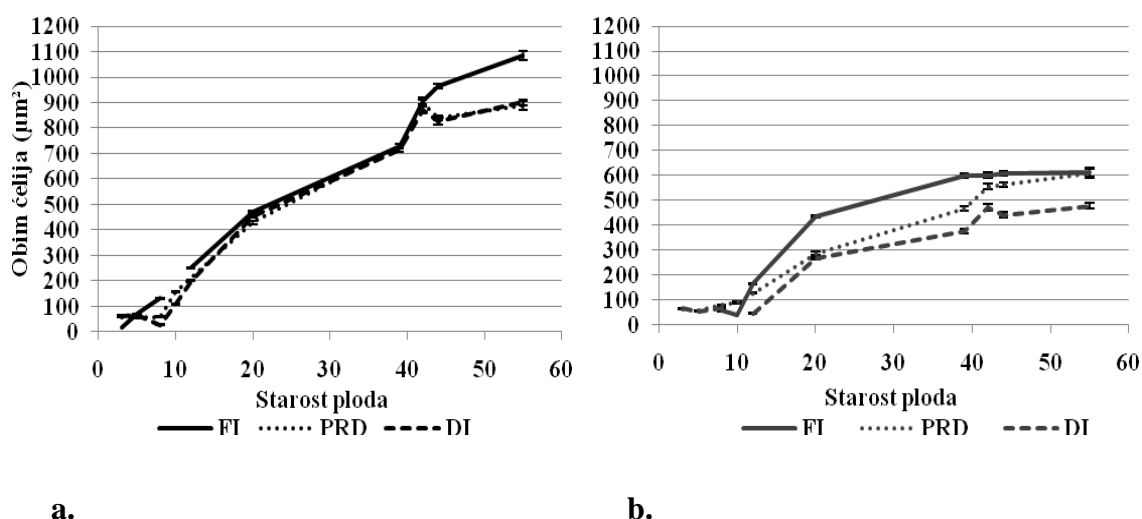


Slika 59. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sa anatomskih preseka zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost \pm standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji značajan uticaj DI tretmana kod oba genotipa i PRD tretmana samo kod *flacca* (Tabela 37). Prosečna površinu ćelija perikarpa sa anatomskih preseka u FI tretmanu je veća više od dva puta kod plodova divljeg tipa ($46695 \pm 1264 \mu\text{m}^2$) u odnosu na *flacca* ($20432 \pm 521 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa je slična u PRD, a manja za 9% u DI, dok je kod *flacca* manja 13% (PRD) do 33% (DI) u poređenju sa FI tretmanom ($p < 0.001$).

Obim ćelija perikarpa merenih sa anatomskih preseka

Obim ćelija perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazan je na Slici 60a i b.



Slika 60. Uticaj FI, PRD i DI tretmana na obim ćelija perikarpa sa anatomskih preseka tokom razvoja divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na obim ćelija perikarpa utiče genotip i tretman, kao i interakcije genotipa i tretman (Tabela 63).

Tabela 38. Dvofaktorska analiza varijanse na prosečan obim ćelija perikarpa sa anatomskih preseka. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	1163,96	<0.001
Tretman	116,93	<0.001
Genotip*Tretman	135,51	<0.001

Obim ćelija perikarpa statistički je značajno veći kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Obim ćelija značajno raste od 5 do 55 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana a od 3 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana, mada taj uticaj zavisi od tretmana i genotipa (Tabela 39).

Kod divljeg tipa (Slika 60a) od 5 do 55 daa postoji značajan rast obima ćelija perikarpa u svim tretmanima. Obim ćelija perikarpa u FI tretmanu je veći u odnosu na tretmane redukovano zalivanja tokom celog perioda rasta ploda ($p < 0.001$) (Tabela 39a). Tokom ovog perioda (od 3 do 55 daa), obim ćelija perikarpa u FI tretmanu raste za 66 puta, dok je u uslovima redukovano zalivanja taj rast manji za 77% (PRD) do 79% (DI) u odnosu na FI tretman.

Kod *flacca* (Slika 60b), obim ćelija perikarpa u FI tretmanu je veći u odnosu na PRD tretman od 3 do 44 daa odnosno 55 daa u DI tretmanu ($p < 0.001$) (Tabela 39b). Tokom ovog perioda (od 3 do 55 daa), obim ćelija u FI i PRD tretmanu raste za oko 10 puta dok je ta vrednost slična u PRD i manja za u za 26% DI tretmanu u poređenju sa FI tretmanom.

Tabela 39. Post hoc Fisher LSD test za prosečan obim ćelija perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima.

a)

Starost ploda	3	5	8	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	***	***	***	***	***	***	***	***	***
FI/DI	***	***	***	***	***	***	***	***	***
PRD/DI	ns	***	ns	***	***	***	ns	***	***

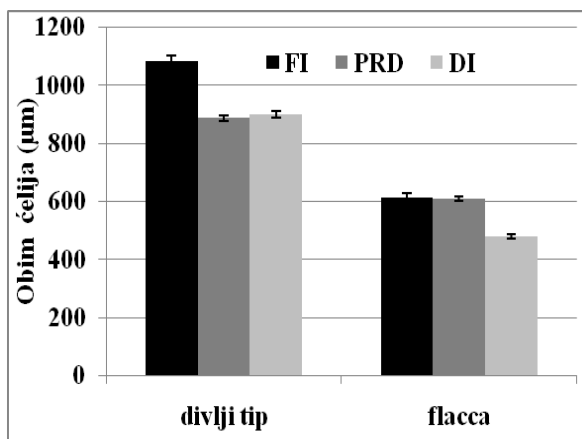
b)

Starost ploda	3	8	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	*	*	***	ns	***	***	***	ns
FI/DI	ns	ns	ns	***	***	***	***	***
PRD/DI	ns	***	***	***	***	***	***	***

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj tretmana PRD i DI na obim ćelija perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa, a samo DI tretmana kod genotipa *flacca* (Tabela 39a i b). Obim ćelija perikarpa u FI tretmanu veći je kod plodova divljeg tipa ($1083 \pm 18 \mu\text{m}$), nego kod *flacca* (613 ± 9

μm). Obim ćelija perikarpa kod zrelog ploda u uslovima redukovano zalivanja kod divljeg tipa manji je za 17% (DI) do 19% (PRD), dok je kod *flacca* obim ćelija u PRD sličan FI tretmanu ali je manji u DI tretmanu za 22% ($p < 0.001$) u odnosu na FI.

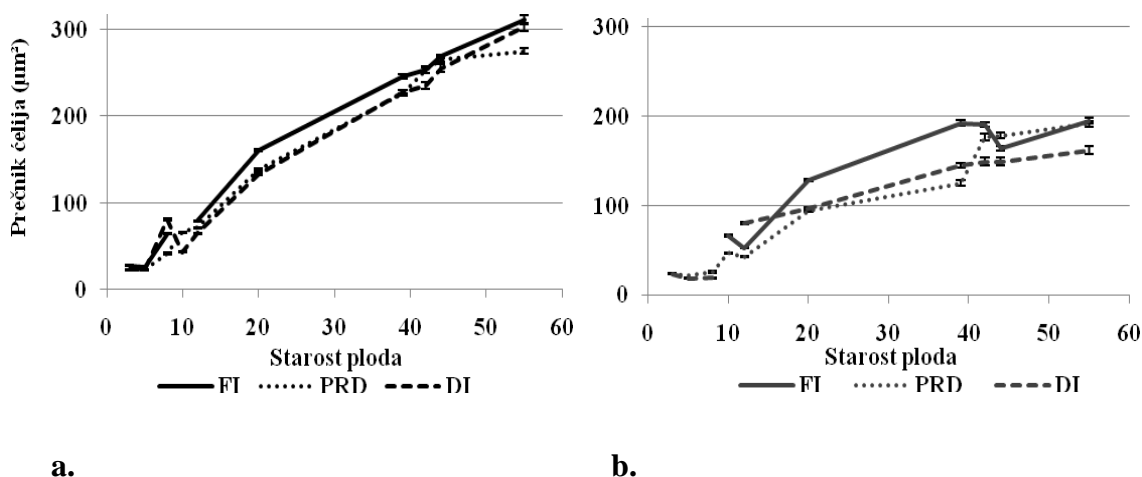
Vrednosti za prosečan obim ćelija perikarpa sa anatomskih preseka zrelog ploda, 55 daa, prikazane su na Slici 61.



Slika 61. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na obim ćelija perikarpa zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Prečnik ćelija perikarpa meren sa anatomskih preseka

Prosečan prečnik ćelija perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazan je na Slici 62a i b.



Slika 62. Uticaj FI, PRD i DI tretmana prečnik ćelija perikarpa tokom razvoja divljeg tipa (a) i *flacca* (b) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na prečnik ćelija perikarpa utiče genotip i tretman, kao i interakcije genotipa i tretmana (Tabela 40). Prečnik ćelija značajno raste od 12 do 55 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana, a od 12 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI, a stepen njihovog uticaja zavisi od genotipa (Tabela 41).

Tabela 40. Dvofaktorska analiza varijanse na prosečan prečnik ćelija perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

	F	p
Genotip	378,99	<0.001
Tretman	13,00	<0.001
Genotip*Tretman	206,40	<0.001

Kod divljeg tipa (Slika 62a) od 12 do 55 daa postoji značajan rast prečnika ćelija perikarpa kod sva tri tretmana (FI, PRD i DI). Posle 12 daa prečnik ćelija perikarpa u FI tretmanu kod divljeg tipa je veći u odnosu na oba tretmana redukovano zalivanja, ($p < 0.001$) (Tabela 41a). Tokom perioda od 3 do 55 daa prečnik ćelija perikarpa u FI tretmanu kod divljeg tipa raste za oko 11 puta dok je u uslovima redukovano zalivanja taj rast sličan u PRD tretmanu, a manji za 18% u DI tretmanu u odnosu na FI tretman.

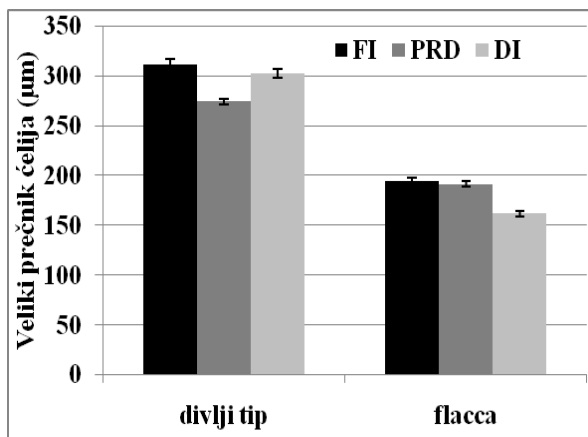
Tabela 41. Post hoc Fisher LSD test za prečnik ćelija perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	***	***	***	***	***	FI/PRD	ns	***	***	***	***	***
FI/DI	***	***	***	***	***	***	FI/DI	*	***	***	***	***	***
PRD/DI	***	***	***	***	***	***	PRD/DI	*	***	ns	***	***	***

Kod *flacca* (Slika 62b), kao i kod divljeg tipa, od 12 do 55 daa postoji značajan rast prečnika ćelija perikarpa u sva tri tretmana (FI, PRD i DI). Prečnik ćelija perikarpa od 12 do 55 daa u FI tretmanu kod *flacca* je veći u odnosu na tretmane redukovano zalivanja ($p < 0.001$) (Tabela 41b). Tokom razvoja ploda prečnik ćelija u FI i PRD

tretmanu se uveća za 8 puta dok je u PRD taj rast isti a u DI tretmanu manji za 17% u poređenju sa FI tretmanom.

Vrednosti za prečnik ćelija perikarpa merenihsa anatomskih preseka zrelog ploda prikazane su na Slici 63.



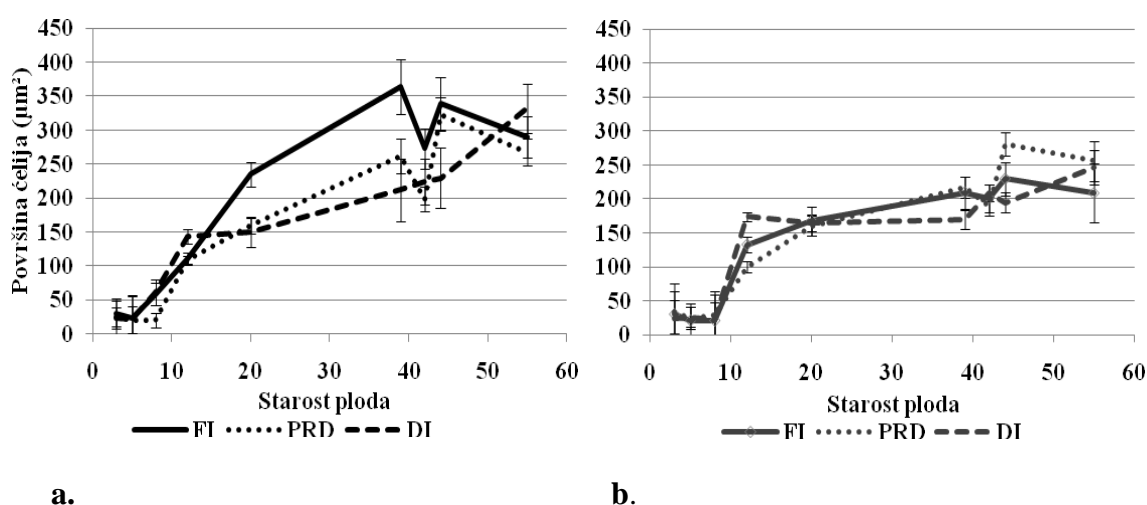
Slika 63. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na prosečan prečnik ćelija perikarpa zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji značajan uticaj tretmana PRD i DI na prečnik ćelija perikarpa zrelog ploda kod oba genotipa (Tabela 41a i b). Prečnik ćelija perikarpa u FI tretmanu veći je kod plodova divljeg tipa ($311 \pm 5 \mu\text{m}$), nego kod *flacca* ($194 \pm 2 \mu\text{m}$). Prosečan prečnik ćelija perikarpa kod divljeg tipa manji je za 3% (DI) do 12% (PRD), a kod *flacca* prečnik ćelija je manji za 2% (PRD) do 17% (DI) ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom.

5.5. Površina ćelija po slojevima perikarpa merenim sa anatomskih preseka

5.5.1. Sloj E1 (epidermis perikarpa)

Na površini perikarpa kod ploda paradajza se nalazi jednosloji epidermis, građen od sitnih ćelija koje su međusobno slične veličine i kvadratnog do pravougaonog oblika, sa celuloznim zidovima. Vrednosti površine ćelija koje čine sloj E1 tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane je na Slici 68a i b.



Slika 68. Površina ćelija perikarpa sloja E1 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija unutar sloja E1 utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotipa i tretmana (Tabela 42).

Tabela 42. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija sloja E1. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E1	F	p
Genotip	45.562	<0.001
Tretman	3.391	<0.05
Genotip*Tretman	18.847	<0.002

Površina ćelija koje čine sloj E1 je značajno veća kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Površina ćelija sloja E1 značajno raste od 12 do 55 daa kod oba genotipa u sva

tri tretmana, a od 12 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana, koji u velikoj meri zavise od vrste tretmana i genotipa (Tabela 43).

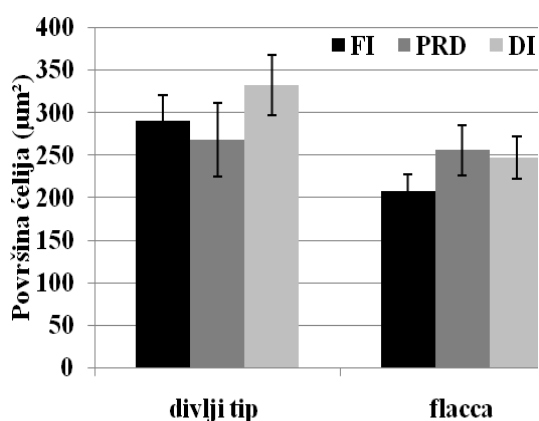
Kod divljeg tipa (Slika 68a) od 20 do 55 daa postoji statistička značajna razlika ($p < 0.001$) FI i PRD tretmana (Tabela 43a).

Kod *flacca* (Slika 68b) statistički značajna razlika ($p < 0.001$) između FI i PRD tretmana zabeležena je pred samo zrenje ploda (Tabela 43b) a između FI i DI od 12 do 44 daa.

Tabela 43. Post hoc Fisher LSD test za površinu ćelija sloja E1 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 8. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)								b)							
Starost ploda	8	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	8	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	***	***	***	**	**	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	***	***
FI/DI	ns	ns	*	***	ns	ns	ns	FI/DI	ns	*	ns	***	ns	***	ns
PRD/DI	**	ns	ns	ns	**	*	**	PRD/DI	ns	**	ns	***	ns	***	***

Vrednosti površine ćelija sloja E1 perikarpa kod zrelog ploda prikazane su na Slici 69.



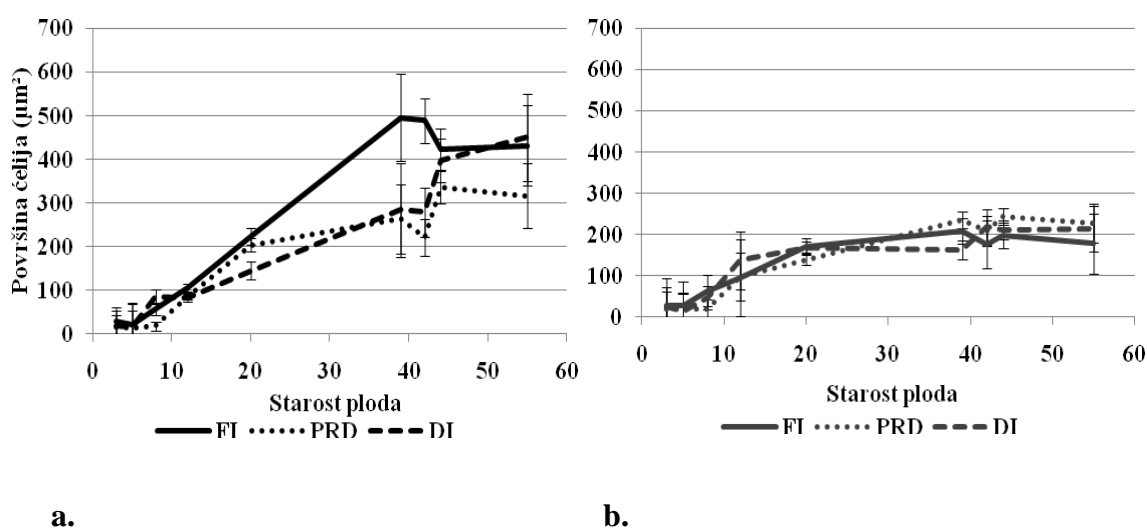
Slika 69. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija unutar sloja E1 zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost \pm standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD tretmana divljeg tipa i *flacca* (Tabela 43). Površina ćelija sloja E1 perikarpa u FI tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($290 \pm 31 \mu\text{m}^2$), u odnosu na *flacca*

($208 \pm 43 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija perikarpa sloja E1 zrelog ploda kod divljeg tipa manja je za 7% (PRD), dok je kod *flacca* veća za 20% (PRD) ($p < 0.001$) u poređenju sa FI.

5.5.2. Sloj E2 (spoljašnji subepidermalni sloj)

Sloj E2 se i kod divljeg tipa i *flacca* nalazi odmah ispod epidermisa ploda (E1), periklinalnim deobama ovog sloja nastaju svi slojevi koji nose naziv E2a do E2j. Vrednosti površine ćelija koje čine sloj E2 tokom razvoja kod divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 70a i b.



Slika 70. Površina ćelija perikarpa sloja E2 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija unutar sloja E2 utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip i tretman (Tabela 78).

Tabela 44. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija sloja E2. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2	F	p
Genotip	148.372	<0.001
Tretman	4.184	<0.001
Genotip*Tretman	16.127	<0.001

Površina ćelija perikarpa sloja E1 značajno raste od 12 do 44 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana. Od 20 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI kod divljeg tipa (Tabela 45).

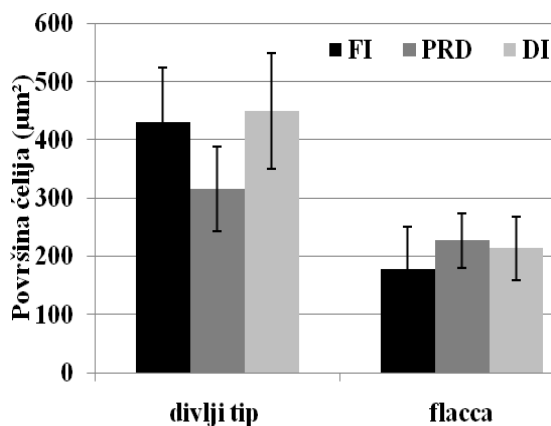
Kod divljeg tipa (Slika 70a) od 20 daa površina ćelija sloja E2 je veća u FI tretmanu u odnosu na DI i PRD, a periodu od 39 do 55 daa postoji statistički značajna razlika između sva tri tretmana ($p < 0.001$) (Tabela 45a).

Tabela 45. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E2 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 8. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)								b)							
Starost ploda	8	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	8	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	ns	***	***	ns	*	FI/PRD	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
FI/DI	ns	ns	ns	***	***	ns	***	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	**	ns	ns	ns	***	ns	***	PRD/DI	ns	ns	ns	*	ns	ns	***

Kod *flacca* (Slika 70b) statistički značajne razlike površine ćelija perikarpa sloja E2 između FI, PRD i DI tretmana nisu zabeležene, osim PRD/DI u fazi zrenja ploda (Tabela 80b).

Vrednosti površine ćelija perikarpa sloja E2 zrelog ploda prikazane su na Slici 71.

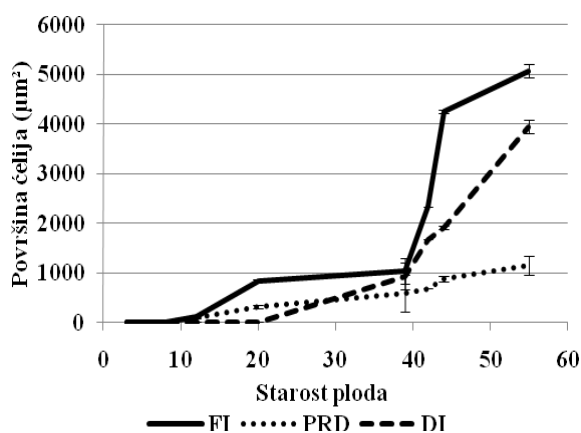


Slika 71. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija ploda unutar sloja E2 zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD i DI kod divljeg tipa (Tabela 80a). Površina ćelija perikarpa sloja E2 zrelog ploda u FI tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($431 \pm 93 \mu\text{m}^2$) nego kod *flacca* ($177 \pm 73 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja E2 zrelog ploda kod divljeg tipa manja je za 28% u PRD ($p < 0.001$) a veća za 4% u DI, dok kod genotipa *flacca* nije zabeležen uticaj tretmana navodnjavanja u poređenju sa FI tretmanom.

5.5.3. Sloj E2j

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa sloj E2j nastaje najkasnije u razvoju ploda, formira se periklinalnom deobom sloja E2. Kod divljeg tipa se ranije formira u FI i PRD tretmanu (12 daa) nego kod divljeg tipa (20 daa). Vrednosti površine ćelija unutar sloja E2j tokom razvoja ploda divljeg tipa u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 72. Sloj E2j se nije formirao tokom razvoja kod *flacca* plodova.



Slika 72. Površina ćelija perikarpa sloja E2j divljeg tipa u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija sloja E2j utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 46).

Tabela 46. Dvofaktorska analiza varijanse za površinu ćelija sloja E2j perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2j	F	P
Genotip	574.18	<0.001
Tretman	73.20	<0.001
Genotip*Tretman	73.20	<0.001

Površina ćelija unutar sloja E2j značajno raste od 39 do 55 daa u FI i DI tretmanu, od 12 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana, čiji stepen uticaja u velikoj meri zavise od vrste tretmana (Tabela 47).

Tabela 47. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E2j perikarpa divljeg tipa u različitim tretmanima.

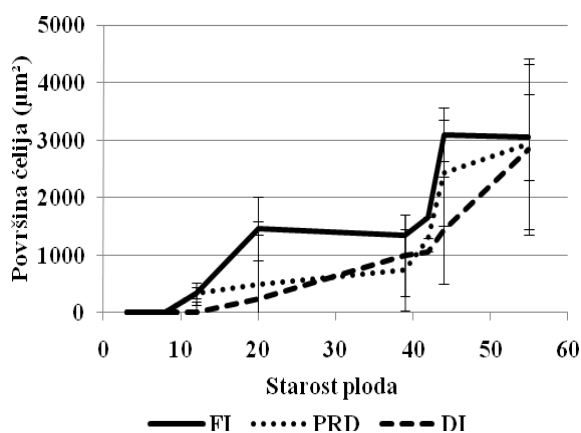
Starost ploda	3	5	8	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	ns	***	***	***	*	**	***
FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	***	***
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***

Kod divljeg tipa (Slika 72) statistički značajni rast ($p < 0.001$) sloja E2j je zabeležen pred samo zrenje u FI i DI tretmanu. Od 12 do 55 daa postoji statistički značajna razlika ($p < 0.001$) veličine ćelija sloja E2j perikarpa u FI i PRD tretmanu, dok je u DI statistički značajna razlika zabeležena kasnije, od 42 do 55 daa (Tabela 47).

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD i DI kod divljeg tipa (Tabela 47). Površina ćelija perikarpa sloja E2j zrelog ploda je najveća u FI tretmanu ($5069 \pm 137 \mu\text{m}^2$), dok je u DI tretmanu manja za 25% a u PRD tretmanu manja je za 75% ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom.

5.5.4. Sloj E2i

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa sloj E2i se formira najranije u PRD tretmanu (10 daa), a nešto kasnije u FI (12 daa) i u DI tretmanu (20 daa), nastaje periklinalnom deobom sloja E2. Vrednosti prosečne površine ćelija perikarpa koje čine sloj sloja E2i kod divljeg tipa prikazane su na Slici 73.



Slika 73. Površina ćelija perikarpa sloja E2i divljeg tipa u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Površina ćelija perikarpa sloja E2i tokom razvoja ploda divljeg tipa u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 73, dok se sloj E2i nije formirao tokom razvoja kod *flacca* plodova. Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija sloja E2i utiče genotip (Tabela 48).

Tabela 48. Dvofaktorska analiza varijanse za površinu ćelija ploda sloja E2i. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2i	F	p
Genotip	76.88	<0.001
Tretman	0.26	ns
Genotip*Tretman	0.47	ns

Površina ćelija sloja E2i perikarpa divljeg tipa značajno raste od 20 do 55 daa u FI i DI tretmanu a od 20 daa zabeležen je uticaj DI tretmana (Tabela 49). Od 20 daa površina ćelija sloja E2j je veća u FI tretmanu u odnosu na DI ($p < 0.05$) (Tabela 49).

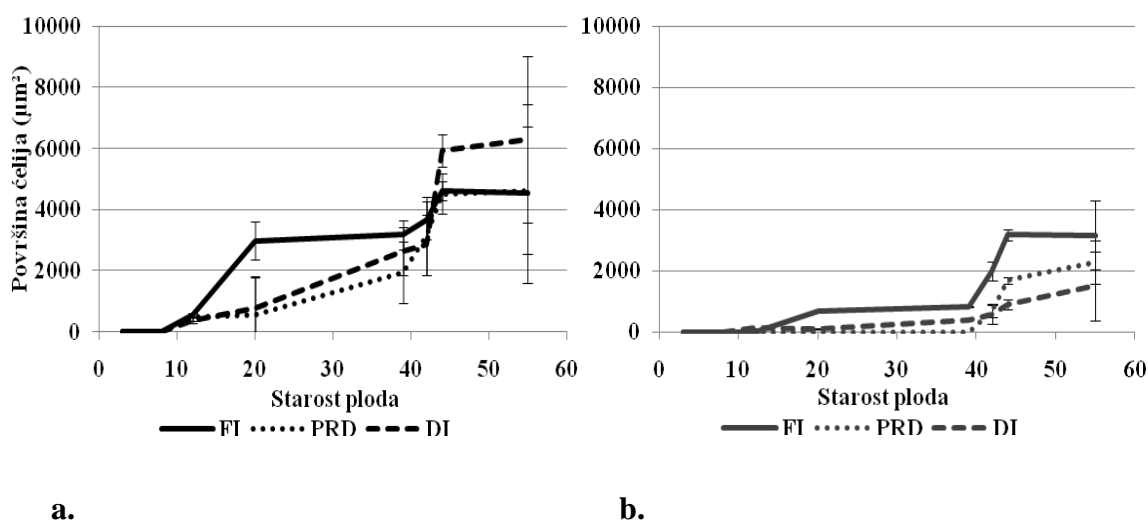
Tabela 49. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija perikarpa sloja E2i divljeg tipa u različitim tretmanima.

Starost ploda	3	5	8	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
FI/DI	ns	ns	ns	ns	***	ns	*	ns	*
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj DI kod divljeg tipa (Tabela 49). Površina ćelija perikarpa sloja E2i zrelog ploda najveća je u FI tretmanu ($3057,6 \pm 744,5 \mu\text{m}^2$), dok je u tretmanima redukovano zalivanja površina ćelija sloja E2i manja za 6% (DI) ($p < 0.05$) u poređenju sa FI tretmanom.

5.5.5. Sloj E2h

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa sloj E2h se formira najranije u PRD i DI tretmanu (10 daa), a nešto kasnije u FI (12 daa), a još kasnije kod *flacca* u PRD (42 daa) i DI (20 daa) tretmanu. Uvek nastaje periklinalnom deobom sloja E2. Vrednosti površine ćelija unutar sloja E2h perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 74 a i b.



Slika 74. Površina ćelija sloja E2h perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija perikarpa sloja E2h utiču genotip i tretman (Tabela 50). Površina ćelija sloja E2h značajno raste pred zrenje ploda u FI tretmanu a 20 i 42 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI, koji u velikoj meri zavise od tretmana i genotipa (Tabela 51).

Tabela 50. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja E2h. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2h	F	P
Genotip	9.377	<0.01
Tretman	10.806	<0.001
Genotip*Tretman	0.929	ns

Kod divljeg tipa (Slika 74a) u periodu pred zrenje i u toku samog zrenja postoji statistički značajan rast površine ćelija perikarpa sloja E2h u FI, dok u PRD i DI nije

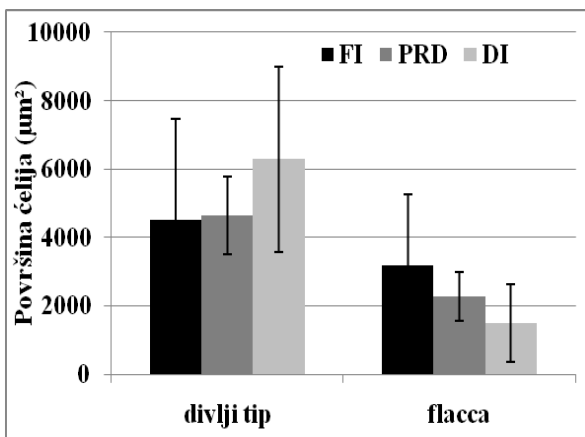
uočen. Površina ćelija sloja E2h perikarpa je ista u FI tretmanu u poređenju na DI i PRD tokom celog perioda razvoja ploda (Tabela 51a).

Tabela 51. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E2h perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 8. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)								b)							
Starost ploda	8	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	8	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns
FI/DI	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	FI/DI	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 74b) od 3 do 55 daa nije zabeležen statistički značajan rast površine ćelija sloja E2h perikarpa u FI, PRD i DI tretmanu. Površina ćelija perikarpa sloja E2h je ista u FI tretmanu u poređenju sa DI i PRD tokom celog perioda razvoja ploda (Tabela 51b).

Vrednosti površine ćelija perikarpa sloja E2h zrelog ploda prikazane su na Slici 75.

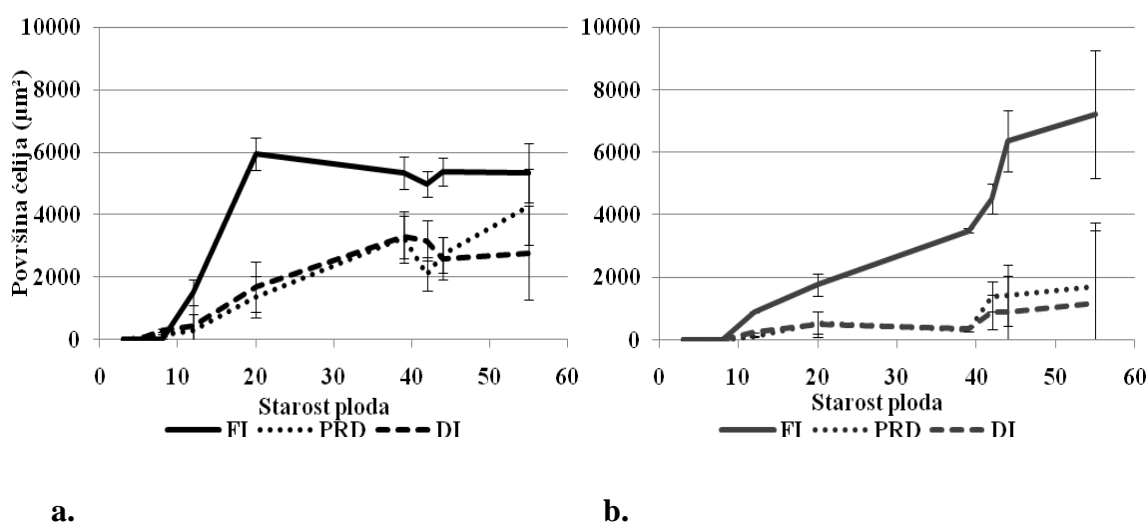


Slika 75. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija sloja E2h perikarpa zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj samo PRD tretmana kod divljeg tipa (Tabela 51a). Površina ćelija sloja E2h zrelog ploda u FI tretmanu veći je kod plodova divljeg tipa ($4528 \pm 2927 \mu\text{m}^2$), u poređenju sa *flacca* ($3169 \pm 1135 \mu\text{m}^2$). Tretmani PRD i DI nemaju uticaja na površinu ćelija sloja E2h zrelog ploda kod divljeg tipa i genotipa *flacca* u poređenju sa FI tretmanom.

5.5.6. Sloj E2g

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa sloj E2g se formira najranije u PRD i DI tretmanu (5 i 8 daa), a nešto kasnije u FI (12 daa), dok je kod *flacca* u PRD (10 daa) i FI i DI (12 daa) tretmanu. Uvek nastaje periklinalnom deobom sloja E2. Vrednosti površine ćelija sloja E2g perikarpa tokom razvoja divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana su na Slici 76a i b.



Slika 76. Površina ćelija sloja E2g perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija sloja E2g perikarpa utiče tretman (Tabela 52).

Tabela 52. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija sloja E2g perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2g	F	p
Genotip	3.32	ns
Tretman	28.20	<0.001
Genotip*Tretman	0.12	ns

Površina ćelija sloja E2g je značajno veća kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Površina ćelija sloja E2g značajno raste od 12 do 55 daa, a od 20 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana, koji u velikoj meri zavise od tretmana i genotipa (Tabela 53).

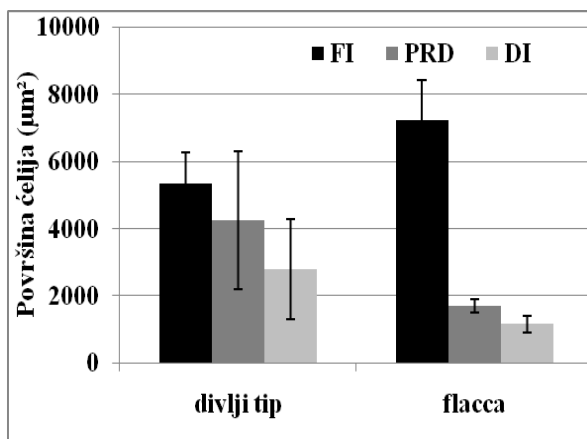
Kod divljeg tipa (Slika 76a) od 12 do 55 daa postoji statistički značajan rast površine ćelija sloja E2g perikarpa u FI, dok u DI tretmanu značajan rast je uočen kasnije, od 42 daa. Posle 20 daa površina ćelija sloja E2h je statistički značajno veća u FI tretmanu u odnosu na DI i PRD ($p < 0.001$) (Tabela 53a).

Tabela 53. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E2g perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 20. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)						b)					
Starost ploda	20	39	42	44	55	Starost ploda	20	39	42	44	55
FI/PRD	***	***	*	ns	***	FI/PRD	ns	ns	ns	***	***
FI/DI	ns	***	*	ns	**	FI/DI	ns	ns	ns	ns	**
PRD/DI	ns	ns	ns	*	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 76b) od 44 daa postoji statistički značajna razlika u površini ćelija sloja E2g perikarpa između FI i PRD ($p < 0.001$) i DI tretmana ($p < 0.01$) (Tabela 53b).

Vrednosti površine ćelija sloja E2g perikarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 77.

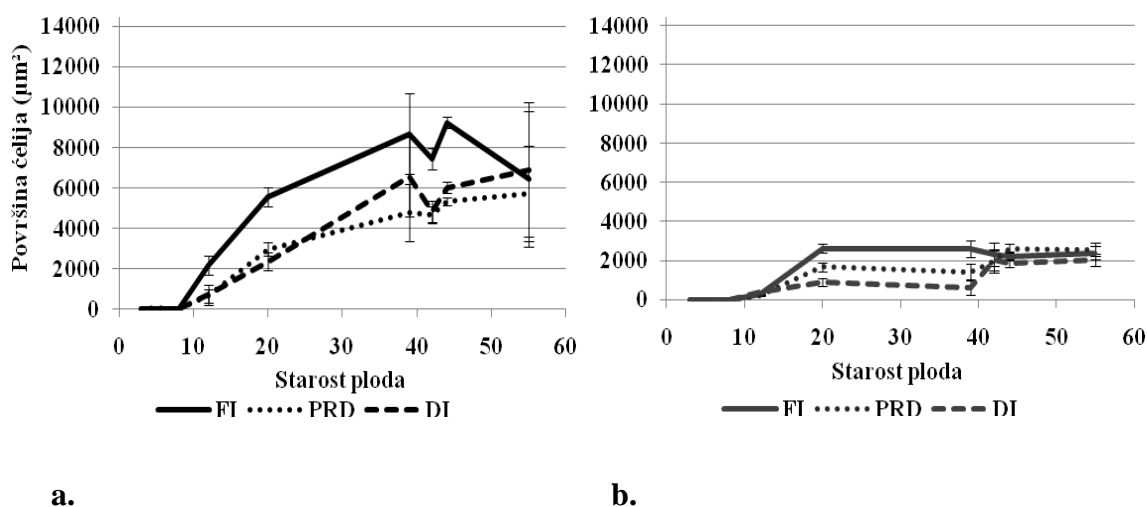


Slika 77. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija ploda sloja E2g zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD i DI kod divljeg tipa i *flacca* (Tabela 53 a i b). Površina ćelija sloja E2g perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu veća je kod *flacca* ($7219 \pm 2042 \mu\text{m}^2$), dok je manja kod divljeg tipa ($5537 \pm 941 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja E2g perikarpa zrelog ploda je kod divljeg tipa manja za 20% u PRD do 48% u DI, dok je kod genotipa *flacca* takođe manja ali za 76% (PRD) do 84% (DI) ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom.

5.5.7. Sloj E2f

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa sloj E2f, kao i sloj koji nastaje nakon njega - E2g, formira se najranije u PRD i DI tretmanu (5 i 8 daa), a nešto kasnije u FI (12 daa), dok je kod *flacca* u PRD (10 daa) i FI i DI (12 daa) tretmanu. Uvek nastaje periklinalnom deobom sloja E2. Vrednosti površine ćelija unutar sloja E2f perikarpa tokom razvoja kod divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 78a i b.



Slika 78. Površina ćelija sloja E2f perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija sloja E2f perikarpa utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip i tretman (Tabela 54).

Tabela 54. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja E2f. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2f	F	p
Genotip	133.012	<0.001
Tretman	31.235	<0.001
Genotip*Tretman	38.302	<0.001

Površina ćelija sloja E2f perikarpa značajno raste od 12 do 55 daa a od 12 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI kod divljeg tipa, iako uticaj zavisi od vrste tretmana (Tabela 55).

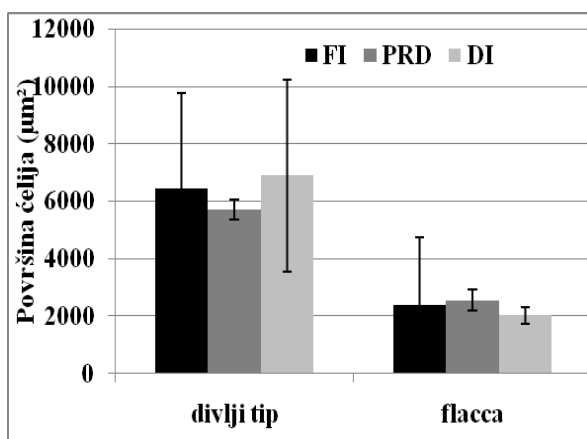
Kod divljeg tipa (Slika 78a) od 12 do 55 daa postoji statistički značajan rast površine ćelija sloja E2f perikarpa u FI tretmanu. Posle 12 daa površina ćelija sloja E2f je statistički značajno veća ($p < 0.001$) u FI tretmanu u odnosu na DI i PRD (Tabela 55a).

Tabela 55. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E2f perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	*	**	ns	***	***	***	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	ns	*	ns	***	**	***	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	*

Kod *flacca* (Slika 78b) od 3 do 55 daa nije zabeležen statistički značajan rast površine ćelija sloja E2f perikarpa u FI, PRD i DI tretmanu, kao ni uticaj tretmana redukovano zalivanja (Tabela 55b).

Prosečne vrednosti površine ćelija ploda sloja E2f perikarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 79.



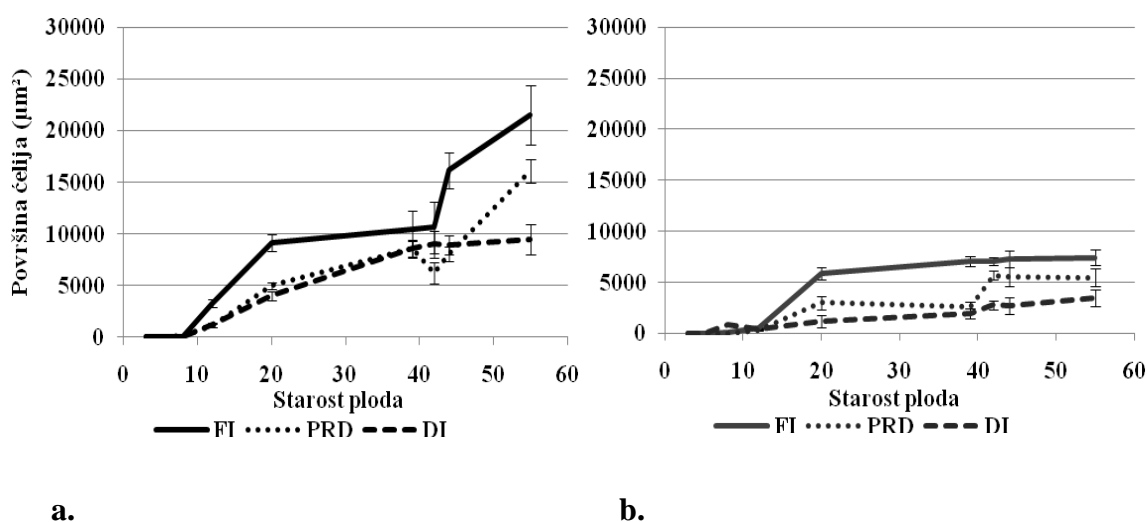
Slika 79. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sloja E2f zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD i DI kod divljeg tipa (Tabela 55a i b). Površina ćelija perikarpa sloja E2f zrelog ploda u FI tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($64298 \pm 3342 \mu\text{m}^2$), u odnosu na *flacca* ($2393 \pm 343 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija perikarpa sloja E2f zrelog ploda kod divljeg tipa manja je za 11% (PRD) dok je za 7% veća u DI ($p < 0.001$) u poređenju

sa FI tretmanom. Kod genotipa *flacca* vrednosti površine ćelija perikarpa sloja E2f zrelog ploda su slične između tretmana (FI, PRD, DI).

5.5.8. Sloj E2e

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa sloj E2e, formira se najranije u PRD i DI tretmanu (5 daa), a nešto kasnije u FI (8 daa), dok je kod *flacca* kasnije formiran u PRD (10 daa) i DI (12 daa) tretmanu u poređenju sa FI (8 daa). Uvek nastaje periklinalnom deobom sloja E2. Vrednosti površine ćelija sloja E2e perikarpa tokom razvoja kod divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 80a i b.



Slika 80. Površina ćelija sloja perikarpa E2e divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija perikarpa sloja E2e utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip i tretman (Tabela 56). Površina ćelija sloja E2e perikarpa značajno raste od 12 do 55 daa, a od 12 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI samo kod divljeg tipa (Tabela 57).

Tabela 56. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija sloja E2e. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2e	F	p
Genotip	121.12	<0.001
Tretman	17.64	<0.001
Genotip*Tretman	17.91	<0.001

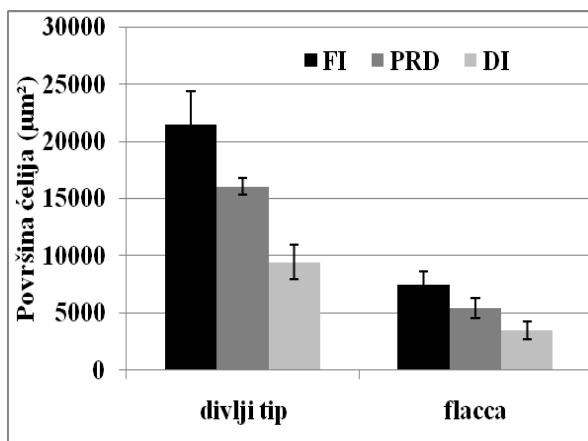
Kod divljeg tipa (Slika 80a) od 12 do 55 daa postoji statistički značajan rast površine ćelija sloja E2e perikarpa u FI, dok je u PRD tretmanu značajan rast uočen kasnije, od 39 do 42 daa. Posle 12 daa površina ćelija sloja E2e je veća u FI tretmanu u odnosu na DI i PRD ($p < 0.001$) (Tabela 57a).

Tabela 57. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E2e divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	*	***	***	ns	***	***	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	*	***	ns	ns	***	***	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	***	***	***	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 80b) od 3 do 55 daa nije zabeležen statistički značajan rast površine ćelija sloja E2e perikarpa u FI, PRD i DI tretmanu, kao ni uticaj tretmana redukovano zalivanja (Tabela 57b).

Vrednosti površine ćelija sloja E2e zrelog ploda prikazane su na Slici 81.

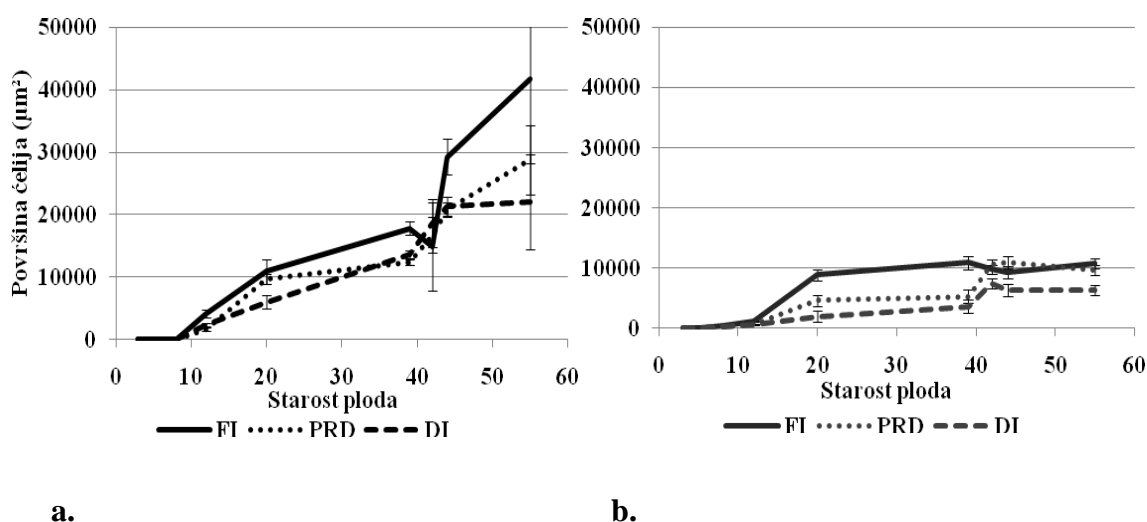


Slika 81. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija sloja E2e perikarpa zrelog ploda divljeg tipa tip i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD i DI kod divljeg tipa (Tabela 57). Površina ćelija sloja E2e perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu je skoro tri puta veća kod plodova divljeg tipa ($21468 \pm 2882 \mu\text{m}^2$), u poređenju sa *flacca* ($7410 \pm 765 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja E2e perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa manja je za 25% (PRD) do 56% (DI) ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom. Kod genotipa *flacca* vrednosti površine ćelija sloja E2e perikarpa zrelog ploda su slične među tretmana (FI, PRD, DI).

5.5.9. Sloj E2d

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa sloj E2d, formira se najranije u PRD i DI tretmanu (5 daa), a nešto kasnije u FI (8 daa), dok se kod *flacca* kasnije formira u DI (12 daa) tretmanu u poređenju sa FI i PRD (8 daa). Uvek nastaje periklinalnom deobom sloja E2. Površine ćelija sloja E2d perikarpa tokom razvoja kod divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 82a i b.



Slika 82. Površine ćelija sloja E2d divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse na površinu ćelija sloja E2d perikarpa utiče genotip (Tabela 58). Površina ćelija sloja E2e perikarpa značajno raste od 20 do 55 daa (Tabela 100) a od 39 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI (Tabela 59).

Tabela 58. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija sloja E2d perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2d	F	p
Genotip	67.83	<0.001
Tretman	0.37	ns
Genotip*Tretman	0.72	ns

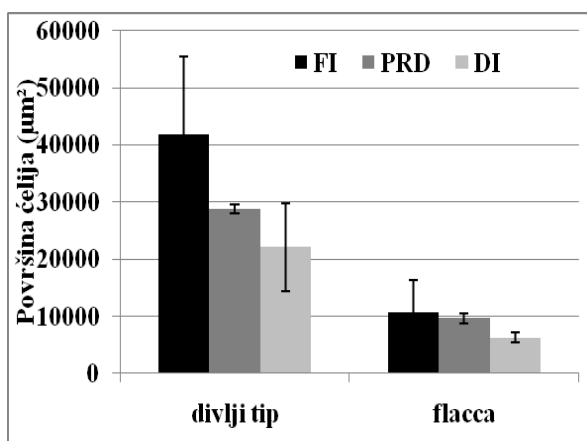
Kod divljeg tipa (Slika 82a) od 39 daa postoji statistički značajna razlika ($p < 0.001$) između FI i PRD, DI tretmana (Tabela 59a). Kod *flacca* (Slika 82b) od 3 do

55 daa nije zabeležen statistički značajan rast površine ćelija perikarpa sloja E2d u FI, PRD i DI tretmanu, kao ni uticaj tretmana redukovano zalivanja (Tabela 59b).

Tabela 59. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E2d perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	***	*	ns	***	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	ns	ns	*	ns	ns	***	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	*	**	***	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Površine ćelija sloja E2d perikarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 83.



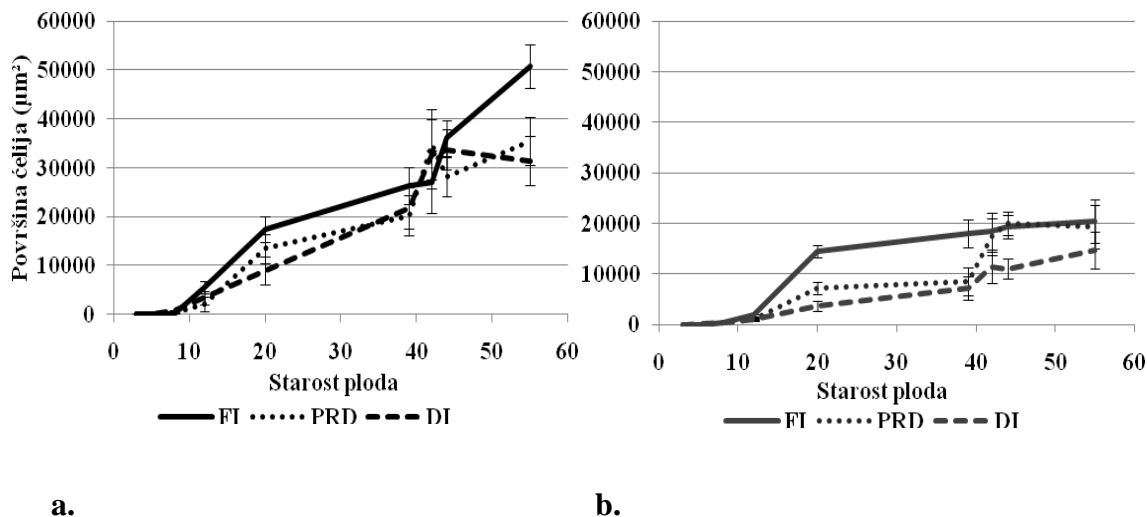
Slika 83. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sloja E2d zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan ($p < 0.001$) uticaj PRD i DI kod divljeg tipa (Tabela 59a). Površina ćelija sloja E2d perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu oko četiri puta veća kod plodova divljeg tipa ($41783 \pm 13636 \mu\text{m}^2$), nego kod *flacca* ($10755 \pm 839 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija perikarpa sloja E2d zrelog ploda kod divljeg tipa manja je za 31% (PRD) do 47% (DI) ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom, dok kod genotipa *flacca* nije zabeležen uticaj tretmana PRD i DI na razvoj površine ćelija sloja E2d perikarpa zrelog ploda.

5.5.10. Sloj E2c

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa sloj E2c, formira se najranije u PRD tretmanu (5 daa), a nešto kasnije u FI i DI (8 daa), dok se kod *flacca* kasnije formira u DI (12 daa)

tretmanu u poređenju sa FI i PRD (8 daa). Uvek nastaje periklinalnom deobom sloja E2. Površina ćelija sloja E2c perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 84a i b.



Slika 84. Površine ćelija perikarpa sloja E2c divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površine ćelija sloja E2c utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip i tretman (Tabela 60).

Tabela 60. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija sloja E2c perikarpa. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2c	F	P
Genotip	51.23	<0.001
Tretman	5.28	<0.05
Genotip*Tretman	6.51	<0.01

Površina ćelija sloja E2c perikarpa značajno raste od 20 do 55 daa, a od 20 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana, koji u velikoj meri zavise od tretmana (Tabela 61).

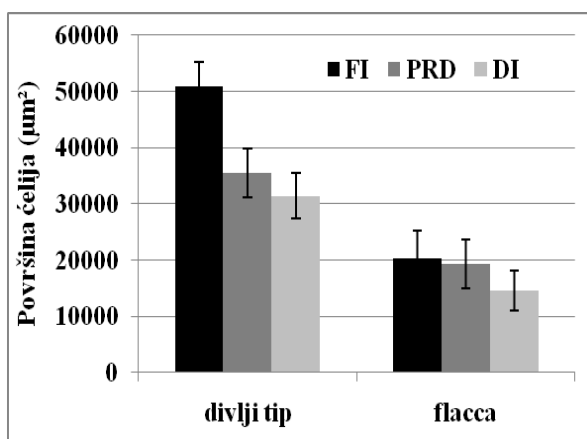
Kod divljeg tipa (Slika 84a) od 20 daa do faze zrenja postoji statistički značajna razlika ($p < 0.001$) površine ćelija sloja E2c perikarpa u FI i PRD i DI tretmanima (Tabela 61a).

Tabela 61. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E2c divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	***	***	***	***	ns	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	ns	***	***	***	***	***	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	***	ns	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 84b) od 3 do 55 daa nije zabeležen statistički značajan rast površine ćelija sloja E2c perikarpa u FI, PRD i DI tretmanu, kao ni uticaj tretmana redukovano zalivanja (Tabela 61b).

Vrednosti površine ćelija perikarpa sloja E2c zrelog ploda prikazane su na Slici 85.

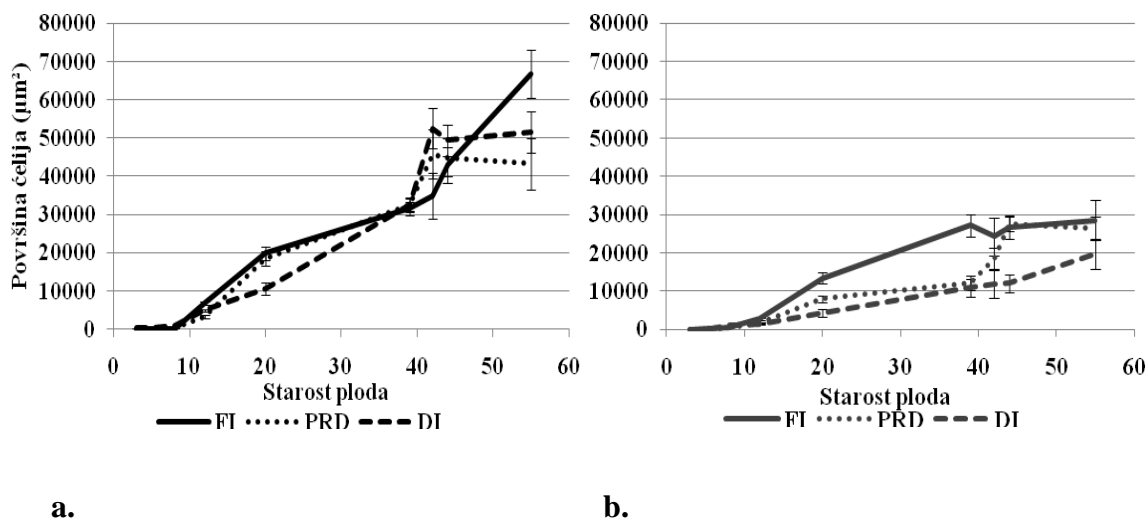


Slika 85. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sloja E2c zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan ($p < 0.001$) uticaj DI tretmana divljeg tipa (Tabela 61a). Površina ćelija sloja E2c perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu je preko dva puta veća kod plodova divljeg tipa ($50843 \pm 4412 \mu\text{m}^2$), u poređenju sa *flacca* ($20318 \pm 4304 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija perikarpa sloja E2c zrelog ploda kod divljeg tipa manja je za 38% (DI) ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom, dok kod genotipa *flacca* nije zabeležen uticaj tretmana PRD i DI na razvoj površine ćelija sloja E2c perikarpa zrelog ploda.

5.5.11. Sloj E2b

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa i *flacca* sloj E2b se formira 3 daa, u isto vreme u svim tretmanima zalivanja. Uvek nastaje periklinalnom deobom sloja E2. Površina ćelija sloja E2b perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 86a i b.



Slika 86. Površina ćelija perikarpa sloja E2b divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse na površinu ćelija sloja E2b utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip i tretman (Tabela 62).

Tabela 62. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija ploda sloja E2b. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2b	F	p
Genotip	93.313	<0.001
Tretman	17.305	<0.001
Genotip*Tretman	10.493	<0.001

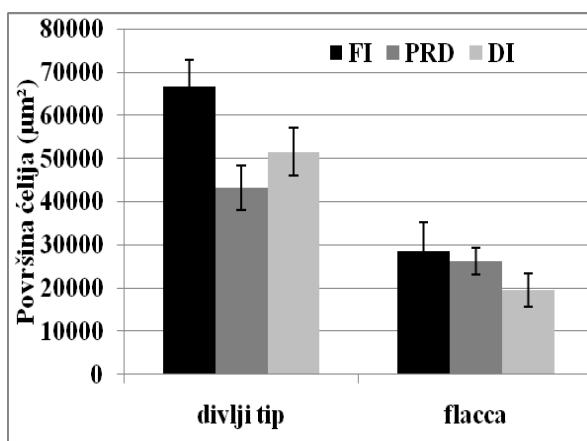
Površina ćelija sloja E2b perikarpa značajno raste od 20 do 55 daa, a od 20 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI, koji u velikoj meri zavise od tretmana i genotipa (Tabela 63a i b).

Kod divljeg tipa (Slika 86a) od 20 daa u površini ćelija sloja E2b perikarpa postoji statistički značajna razlika ($p < 0.001$) između FI i PRD, DI tretmana (Tabela 63a).

Tabela 63. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E2b divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	*	***	***	***	***	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	***	**
FI/DI	ns	*	***	***	***	***	FI/DI	ns	ns	ns	*	***	ns
PRD/DI	ns	ns	*	ns	***	***	PRD/DI	ns	ns	ns	**	ns	***

Kod *flacca* (Slika 86b) površina ćelija sloja E2b perikarpa je statistički značajno veća ($p < 0.001$) u FI tretmanu u odnosu na DI i PRD u kasnijim fazama razvoja ploda, od 42 daa zrenja ploda (Tabela 63b). Površine ćelija perikarpa sloja E2b zrelog ploda prikazane su na Slici 87.

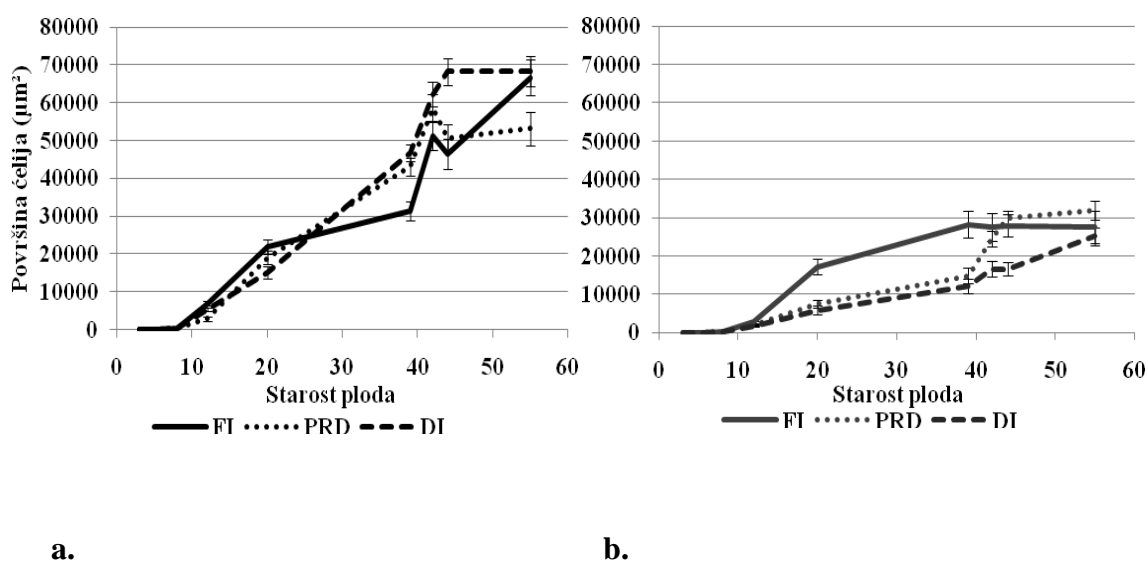


Slika 87. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sloja E2b zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj ($p < 0.001$) PRD i DI kod divljeg tipa (Tabela 63). Površina ćelija ploda sloja E2b zrelog ploda u FI tretmanu više od dva puta je veća kod plodova divljeg tipa ($66755 \pm 6169 \mu\text{m}^2$), nego kod *flacca* ($28545 \pm 5197 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija perikarpa sloja E2b zrelog ploda kod divljeg tipa u uslovima vodnog deficita manja je za 23% (DI) do 35% u PRD tretmanu ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom. Kod genotipa *flacca* u uslovima vodnog deficita površina ćelija koje čine sloj E2b je manja za 8% (PRD) ($p < 0.01$), dok u DI tretmanu manja površina ćelija koje čine sloj E2b nije značajno različita u poređenju sa FI tretmanom.

5.5.12. Sloj E2a

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa i *flacca* sloj E2a se formira 3 daa, kao i E2b sloj, u isto vreme u svim tretmanima zalivanja. Predstavlja prvi sloj ćelija koji se nastaje periklinalnom deobom sloja E2. Površine ćelija perikarpa sloja E2a tokom razvoja divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 88a i b.



Slika 88. Površine ćelija perikarpa sloja E2a divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse na površine ćelija sloja E2a perikarpa utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip i tretman (Tabela 64). Površina ćelija perikarpa sloja E2a značajno raste od 12 do 55daa, a od 12daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI, koji u velikoj meri zavise od tretmana i genotipa (Tabela 65).

Tabela 64. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija sloja E2a. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E2a	F	p
Genotip	199.426	<0.001
Tretman	7.075	<0.01
Genotip*Tretman	12.556	<0.001

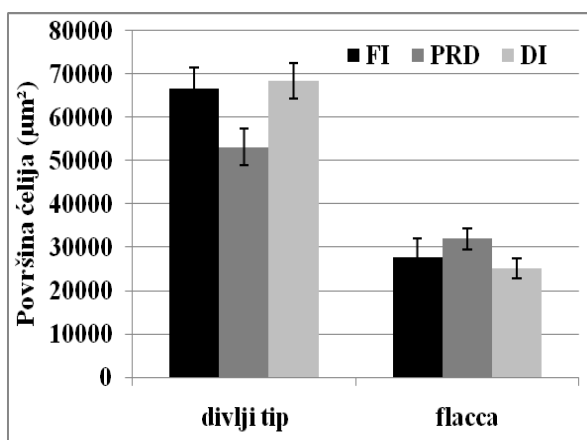
Kod divljeg tipa (Slika 88a) od 20 daa površina ćelija sloja E2a je statistički značajno veća ($p < 0.001$) u DI i skoro do faze zrenja ploda u PRD u odnosu na FI tretman (Tabela 65a).

Tabela 65. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E2a divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	*	***	***	***	***	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	*	**	***	***	***	***	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	*
PRD/DI	ns	ns	*	ns	***	***	PRD/DI	ns	ns	*	**	**	*

Kod *flacca* (Slika 88b) od 3 do 55 daa nije zabeležen statistički značajan rast površine ćelija perikarpa sloja E2a u FI, PRD i DI tretmanu, kao ni uticaj tretmana redukovano zalivanja (Tabela 65b).

Vrednosti površine ćelija sloja E2a perikarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 89.



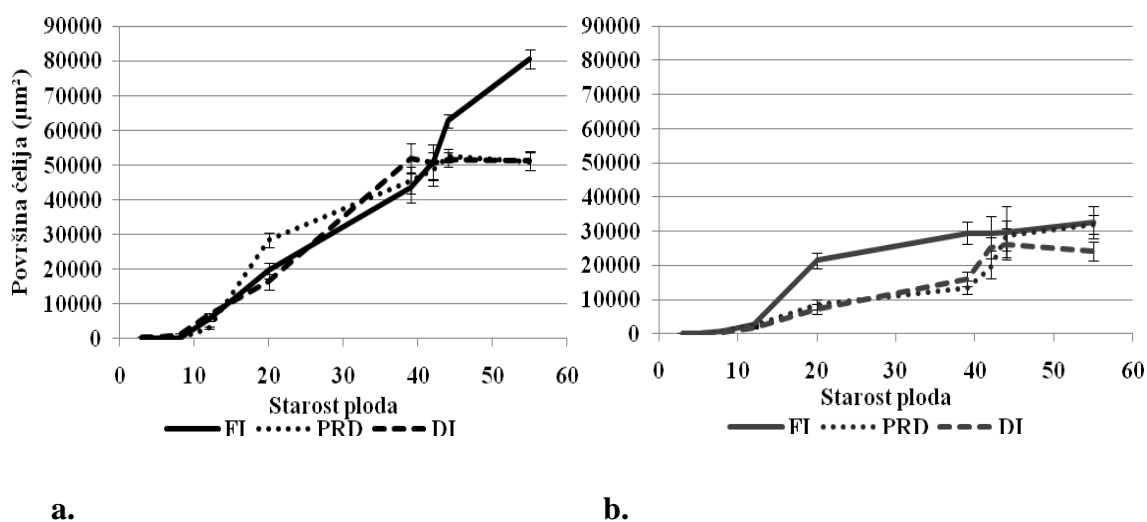
Slika 89. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sloja E2a zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj ($p < 0.001$) PRD i DI tretmana kod divljeg tipa (Tabela 65). Površina ćelija sloja E2a perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($66644 \pm 4741 \mu\text{m}^2$), nego kod *flacca* ($27609 \pm 4275 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja E2a perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa u uslovima vodnog deficita manja je za 20% (PRD) i veća za 3% (DI) ($p < 0.001$), dok je kod genotipa *flacca* u uslovima vodnog deficita manja

za 9% (DI) ($p < 0.05$) dok su u PRD tretmanu vrednosti iste u poređenju sa FI tretmanom.

5.5.13. Sloj E3

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa i *flacca* sloj E3 se formira 3 daa u isto vreme u svim tretmanima zalivanja. Predstavlja sloj ćelija koji je smeštan iznad centralno postavljenih provodnih snopića perikarpa. Vrednosti površine ćelija sloja E3 perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 90a i b.



Slika 90. Površine ćelija perikarpa sloja E3 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse na površinu ćelija sloja E3 perikarpa utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 66). Površina ćelija sloja E3 perikarpa značajno raste od 20 do 55 daa a od 20 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI, koji u velikoj meri zavise od vrste tretmana (Tabela 67).

Tabela 66. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja E3. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E3	F	p
Genotip	156.76	<0.001
Tretman	3.41	<0.05
Genotip*Tretman	6.94	<0.01

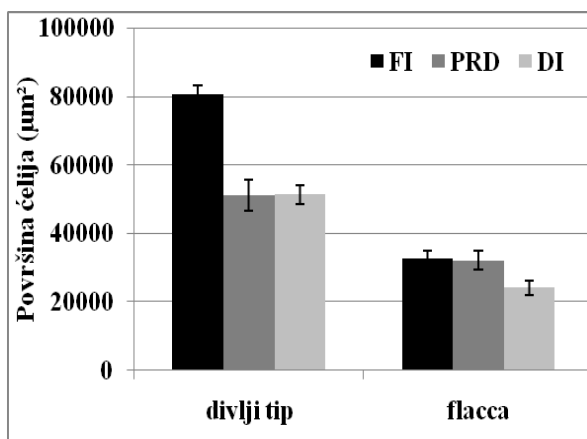
Kod divljeg tipa (Slika 90a) od 39 daa postoji statistički značajna razlika u površini ćelija perikarpa sloja E3 ($p < 0.001$) između FI i PRD, DI tretmana (Tabela 67a).

Tabela 67. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija perikarpa sloja E3 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 20. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)						b)					
Starost ploda	20	39	42	44	55	Starost ploda	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	***	***	***	***	FI/PRD	ns	ns	ns	*	ns
FI/DI	*	***	***	***	***	FI/DI	ns	ns	ns	*	ns
PRD/DI	**	**	***	***	***	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 90b) od 3 do 55 daa nije zabeležen statistički značajan rast površine ćelija perikarpa sloja E3 u FI, PRD i DI tretmanu, kao ni uticaj tretmana redukovano zalivanja (Tabela 67b).

Vrednosti površine ćelija perikarpa sloja E3 zrelog ploda prikazane su na Slici 91.

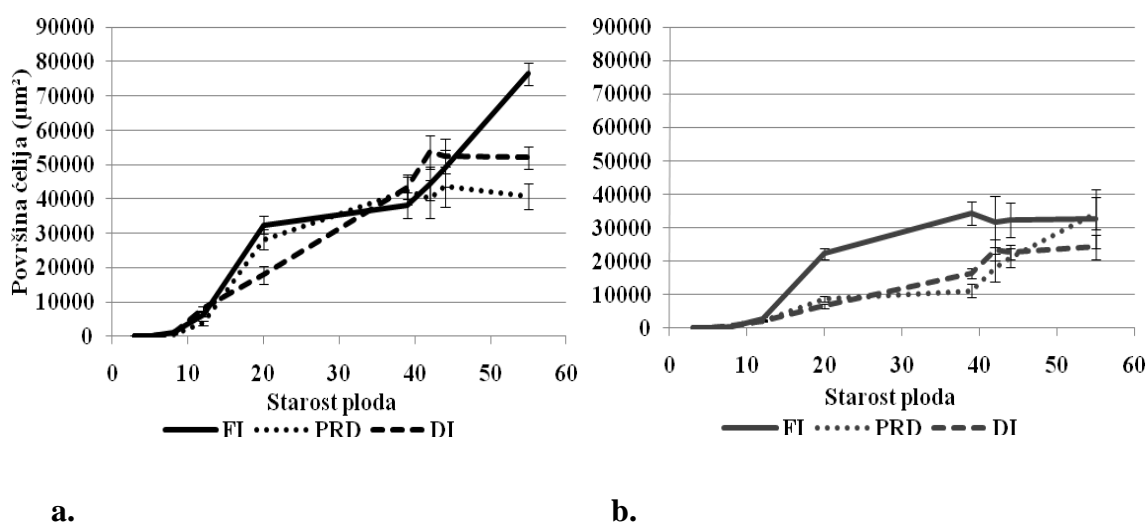


Slika 91. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sloja E3 zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj ($p < 0.001$) PRD i DI tretmana kod divljeg tipa (Tabela 67). Površina ćelija sloja E3 perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu više je od dva puta veća kod plodova divljeg tipa ($80536 \pm 2662 \mu\text{m}^2$), nego kod *flacca* ($32576 \pm 4610 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja E3 perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa u uslovima vodnog deficita manja je za oko 35% u PRD i DI ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom, dok su kod genotipa *flacca* vrednosti površine ćelija sloja E3 perikarpa zrelog ploda slične među tretmanima (FI, PRD i DI).

5.5.14. Sloj E4

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa i *flacca* sloj E4 se formira 3 daa u isto vreme u svim tretmanima zalivanja. Predstavlja sloj ćelija koji je po položaju smešten kao prvi gornji sloj u produžetku centralno postavljenih provodnih snopića perikarpa. Vrednosti površine ćelija sloja E4 perikarpa tokom razvoja divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 92a i b.



Slika 92. Površine ćelija perikarpa sloja E4 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površine ćelija sloja E4 perikarpa utiče genotip, kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 68). Površina ćelija sloja E4 perikarpa značajno raste od 20 do 55 daa, a od 20 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI, koji u velikoj meri zavise od vrste tretmana i genotipa (Tabela 69).

Tabela 68. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja E4. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

E4	F	P
Genotip	103.853	<0.001
Tretman	2.825	ns
Genotip*Tretman	1.376	ns

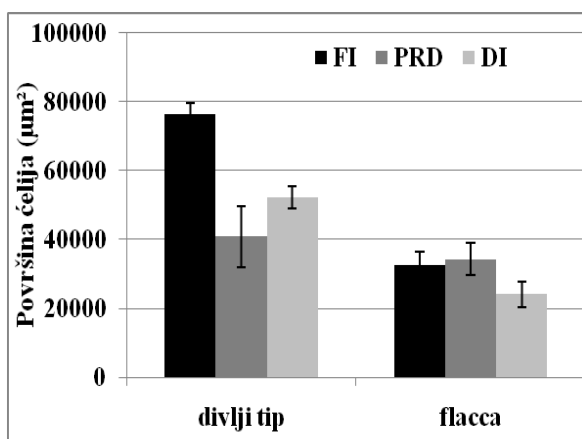
Kod divljeg tipa (Slika 92a) od 20 daa površina ćelija sloja E4 je statistički značajno veća u FI u odnosu na DI, a od 42 daa i u odnosu na PRD tretman ($p < 0.001$) (Tabela 69a).

Tabela 69. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja E4 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 20. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)						b)					
Starost ploda	20	39	42	44	55	Starost ploda	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	***	***	***	FI/PRD	ns	**	ns	ns	ns
FI/DI	*	***	ns	***	***	FI/DI	ns	*	*	*	ns
PRD/DI	ns	**	***	***	***	PRD/DI	ns	ns	ns	**	ns

Kod *flacca* (Slika 92b) od 39 do 55 daa postoji statistički značajan rast površine ćelija sloja E4 perikarpa u FI, PRD i DI tretmana. Od 39 do 44 daa postoji statistički značajna razlika ($p < 0.05$) između FI i DI tretmana (Tabela 69b).

Vrednosti površine ćelija perikarpa sloja E4 zrelog ploda prikazane su na Slici 93.

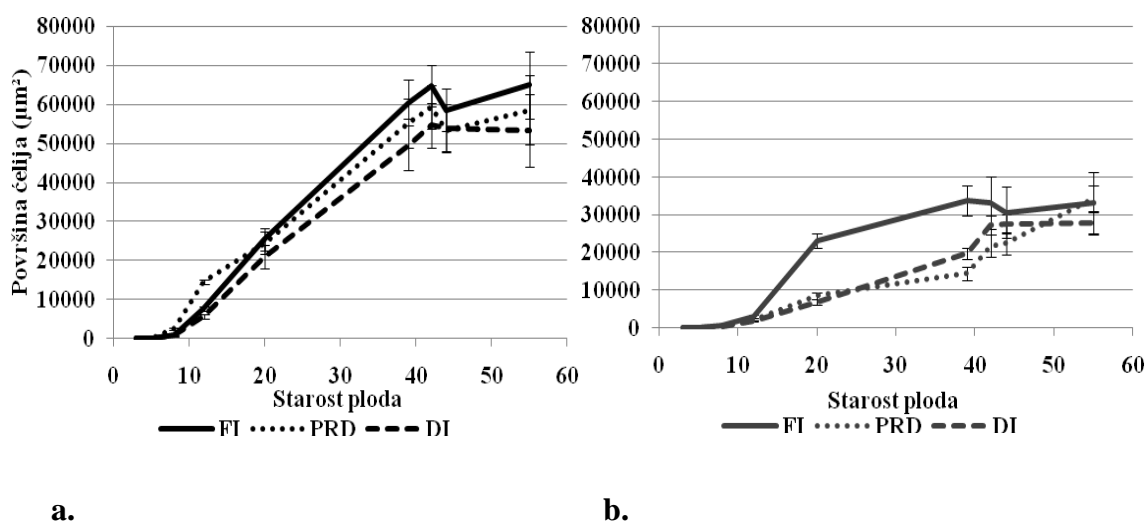


Slika 93. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sloja E4 zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj ($p < 0.001$) PRD i DI tretmana kod divljeg tipa (Tabela 69). Površina ćelija sloja E4 perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu je više od dva puta veća kod plodova divljeg tipa ($76390 \pm 3368 \mu\text{m}^2$), u odnosu na *flacca* ($32672 \pm 8881 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja E4 perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa u uslovima vodnog deficita je manja za 32% (DI) do 46% (PRD) ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom, dok su kod genotipa *flacca* vrednosti površine ćelija sloja E4 perikarpa zrelog ploda slične između tretmana (FI, PRD i DI).

5.5.15. Sloj I3

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa i *flacca* sloj I3 se formira 3 daa u isto vreme u svim tretmanima zalivanja. Predstavlja sloj ćelija koji je smeštan ispod sloja E4 kao i ispod centralno postavljenih provodnih snopića perikarpa. U odnosu na položaj prema provodnom snopiću, predstavlja prvi sloj unutrašnjeg perikarpa. Vrednosti površine ćelija sloja I3 perikarpa tokom razvoja divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 94a i b.



Slika 94. Površine ćelija perikarpa sloja I3 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površine ćelija sloja I3 utiče genotip, kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 70). Površina ćelija perikarpa sloja I3 značajno raste od 20 do 55 daa, a od 39 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana, koji u velikoj meri zavise od primenjenog tretmana i genotipa (Tabela 71).

Tabela 70. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja I3. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

I3	F	p
Genotip	169.987	<0.001
Tretman	2.800	ns
Genotip*Tretman	8.662	<0.001

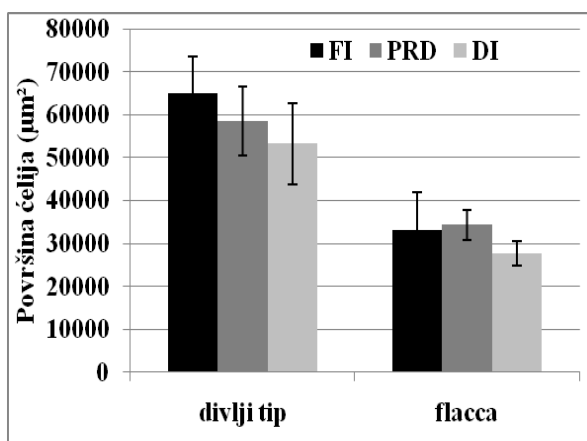
Kod divljeg tipa (Slika 94a) od 39 daa postoji statistički značajna razlika ($p < 0.001$) vrednosti površina ćelija sloja I3 perikarpa između FI i DI, PRD tretmana (Tabela 71a).

Tabela 71. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija perikarpa sloja I3 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 39. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)					b)				
Starost ploda	39	42	44	55	Starost ploda	39	42	44	55
FI/PRD	***	***	***	***	FI/PRD	ns	ns	ns	ns
FI/DI	***	***	***	***	FI/DI	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	***	***	***	***	PRD/DI	ns	ns	**	ns

Kod *flacca* (Slika 94b) od 20 do 55 daa postoji statistički značajan rast površine ćelija perikarpa sloja I3 perikarpa u PRD tretmanu, ali bez statistički značajnih razlika među tretmanima od 3 do 55 daa (Tabela 71b).

Prosečne vrednosti površine ćelija sloja I3 zrelog ploda prikazane su na Slici 95.

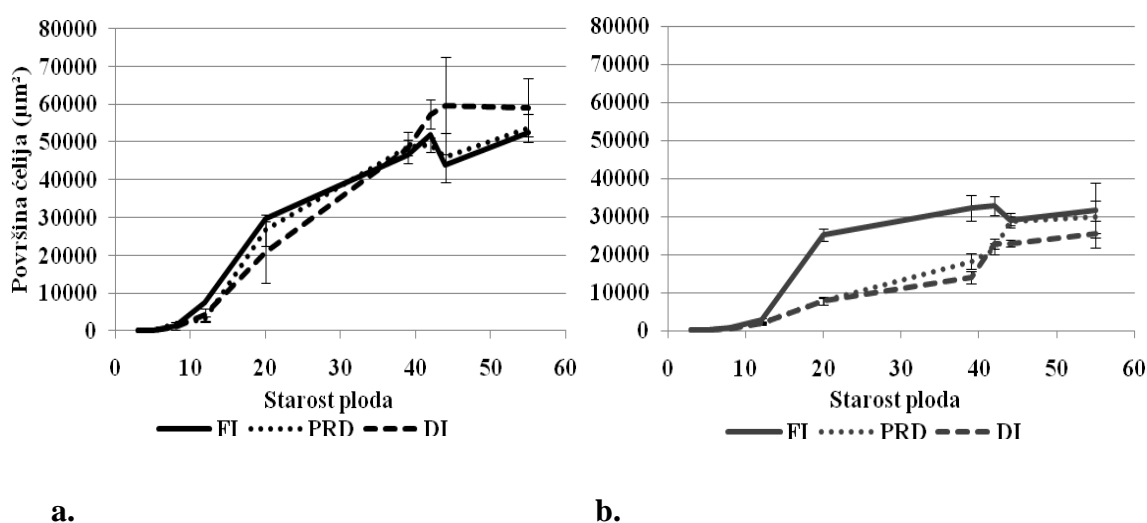


Slika 95. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sloja I3 zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj ($p < 0.001$) PRD i DI tretmana kod divljeg tipa (Tabela 71). Površina ćelija sloja I3 perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu veća je skoro dva puta kod plodova divljeg tipa ($64947 \pm 8554 \mu\text{m}^2$), nego kod *flacca* ($33130 \pm 8004 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija perikarpa sloja I3 perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa manja je za 10% (PRD) do 18% (DI) ($p < 0.001$) u odnosu na FI tretman, dok su kod genotipa *flacca* vrednosti površine ćelija perikarpa sloja I3 zrelog ploda slične među tretmanima (FI, PRD i DI).

5.5.16. Sloj I2a

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa i *flacca* sloj I2a se formira 3 daa, u isto vreme u svim tretmanima zalivanja. Predstavlja prvi sloj ćelija koji nastaje periklinalnom deobom sloja I2. Vrednosti površine ćelija perikarpa sloja I2a tokom razvoja divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 96a i b.



Slika 96. Površine ćelija perikarpa sloja I2a divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija perikarpa sloja I2a utiču genotip i tretman, kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 72). Površina ćelija sloja I2a perikarpa značajno raste od 12 do 55 daa u kod oba genotipa u sva tri tretmana, a od 20 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI, mada uticaj u velikoj meri zavisi od primenjenog tretmana i genotipa (Tabela 73).

Tabela 72. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja I2a. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

I2a	F	p
Genotip	138.512	<0.001
Tretman	3.467	<0.05
Genotip*Tretman	3.944	<0.05

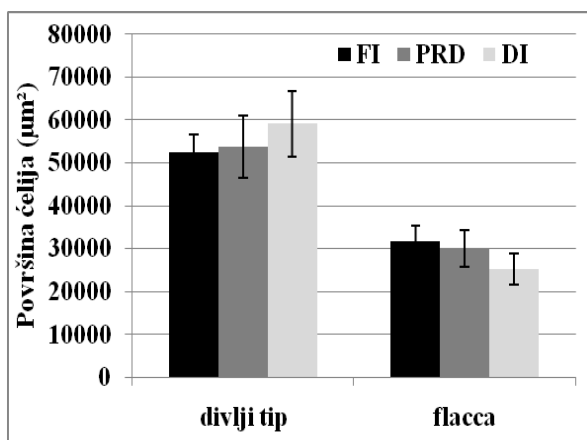
Kod divljeg tipa (Slika 96a) od 20 daa postoji statistički značajna razlika ($p < 0.001$) površine ćelija sloja I2a između FI i PRD tretmana (Tabela 73a).

Tabela 73. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja I2a divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 20. daa nije bilo statistički značajne razlike među tretmanima.

a)						b)					
Starost ploda	20	39	42	44	55	Starost ploda	20	39	42	44	55
FI/PRD	**	***	***	***	***	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	ns	***	ns	ns	ns	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	**	***	***	***	PRD/DI	ns	*	ns	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 96b) od 20 do 55 daa postoji statistički značajan rast površine ćelija sloja I2a perikarpa u PRD tretmanu, bez statistički značajnih razlika među tretmanima tokom perioda razvoja ploda (od 3 do 55 daa) (Tabela 73b).

Vrednosti površine ćelija sloja I2a perikarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 97.

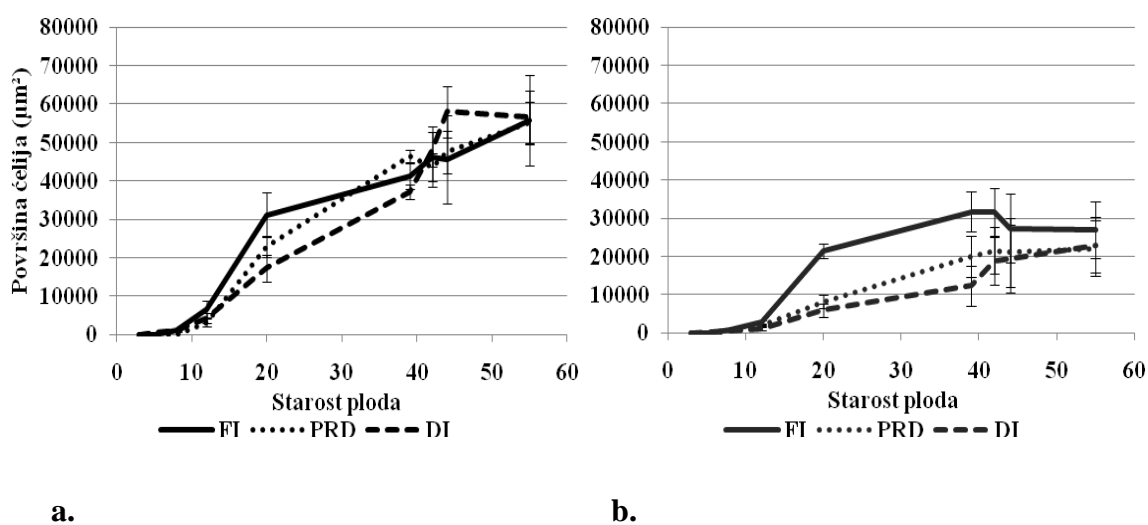


Slika 97. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija sloja I2a zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj ($p < 0.001$) PRD tretmana kod divljeg tipa (Tabela 73a). Površina ćelija sloja I2a perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($52431,6 \pm 4121,2 \mu\text{m}^2$), nego kod *flacca* ($31611 \pm 7258 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja I2a perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa je veća za 2% (PRD) ($p < 0.001$) i slična u DI tretmanu u poređenju sa FI tretmanom, dok su kod genotipa *flacca* vrednosti površine ćelija sloja I2a perikarpa zrelog ploda slične među tretmanima (FI, PRD i DI).

5.5.17. Sloj I2b

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa i *flacca* sloj I2b se formira 3 daa u PRD i FI tretmanu dok je kod oba genotipa u DI tretmanu formira 5 daa. Predstavlja drugi sloj ćelija koji nastaje periklinalnom deobom sloja I2. Vrednosti površine ćelija sloja I2b perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 98a i b.



Slika 98. Površine ćelija sloja I2b perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija sloja I2b utiče genotip, kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 74). Površina ćelija sloja I2b perikarpa je značajno veća kod divljeg tipa u odnosu na *flacca*. Površina ćelija sloja I2b značajno raste od 20 do 55 daa kod oba genotipa u sva tri tretmana, a od 39 daa zabeležen je uticaj PRD i DI tretmana, koji u velikoj meri zavisi od primenjenog tretmana i genotipa (Tabela 75a i b).

Tabela 74. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja I2b. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

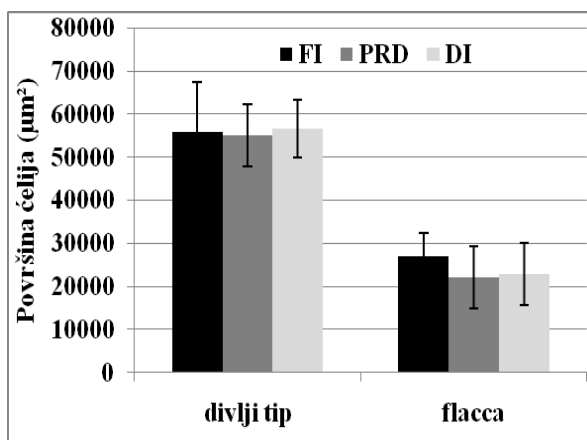
I2b	F	p
Genotip	60.379	<0.001
Tretman	2.048	ns
Genotip*Tretman	6.194	<0.01

Kod divljeg tipa (Slika 98a) od 39 daa postoji statistički značajna razlika ($p < 0.001$) u površini ćelija perikarpa sloja I2b u FI u odnosu na DI i PRD tretman (Tabela 75a).

Tabela 75. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja I2b divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Među plodovima starosti do 39. daa nije bilo statistički značajne razlike među tretmanima.

a)					b)				
Starost ploda	39	42	44	55	Starost ploda	39	42	44	55
FI/PRD	***	***	***	***	FI/PRD	***	ns	ns	***
FI/DI	***	***	***	***	FI/DI	***	ns	ns	**
PRD/DI	***	***	***	***	PRD/DI	ns	ns	ns	*

Kod *flacca* (Slika 98b) od 39 do 55 daa postoji statistički značajan rast površine ćelija sloja I2b u FI tretmanu, a 39 i 55 daa postoji statistički značajna razlika ($p < 0.001$) između FI i PRD, DI (Tabela 75b). Vrednosti površine ćelija perikarpa sloja I2b zrelog ploda prikazane su na Slici 99.

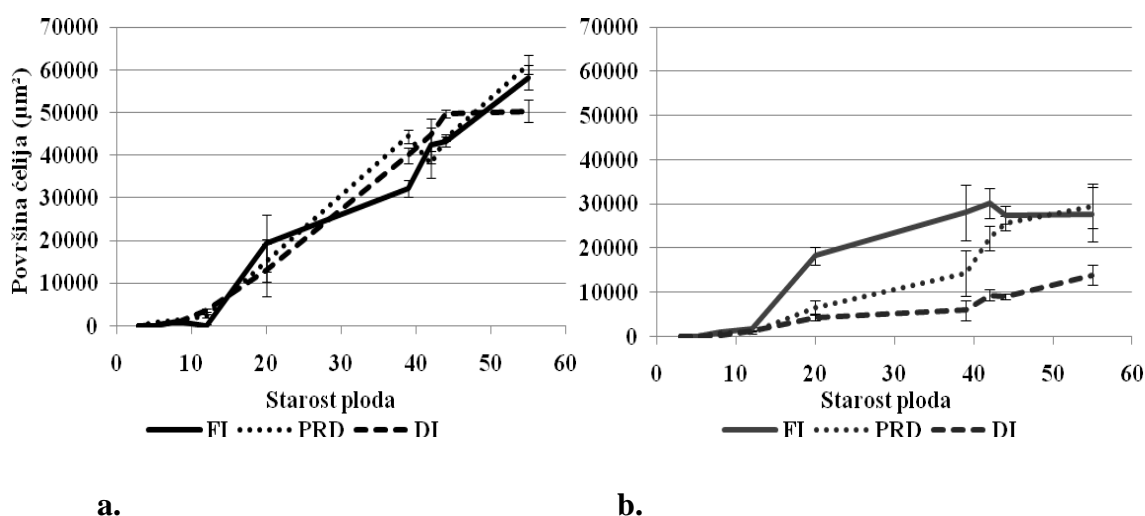


Slika 99. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sloja I2b zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD i DI tretmana kod divljeg tipa i *flacca* (Tabela 75a i b). Površina ćelija sloja I2b perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu dva puta je veća kod plodova divljeg tipa ($55807,9 \pm 11710,3 \mu\text{m}^2$), u odnosu na *flacca* ($26968,9 \pm 7293,9 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja I2b perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa u tretmanima vodnog deficita veća je za 1% (PRD) ili manja za 1% (DI) dok je kod genotipa *flacca* manja za 15% (DI) do 18% (PRD) ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom.

5.5.18. Sloj I2c

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa sloj I2c se formira ranije u PRD i DI tretmanu (5 daa) dok se kod se kod *flacca* u svim tretmanima formira 8 daa. Predstavlja treći sloj ćelija koji nastaje periklinalnom deobom sloja I2. Površina ćelija sloja I2c tokom razvoja divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 100a i b.



Slika 100. Površine ćelija sloja I2c divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površine ćelija sloja I2c perikarpa utiče genotip i tretman kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 76). Površina ćelija perikarpa sloja I2c značajno raste od 20 do 55 daa kod oba genotipa, a od 12 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI, koji u velikoj meri zavise od primenjenog tretmana i genotipa (Tabela 77).

Tabela 76. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja I2c. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

I2c	F	p
Genotip	41.03	<0.001
Tretman	21.78	<0.001
Genotip*Tretman	4.54	<0.05

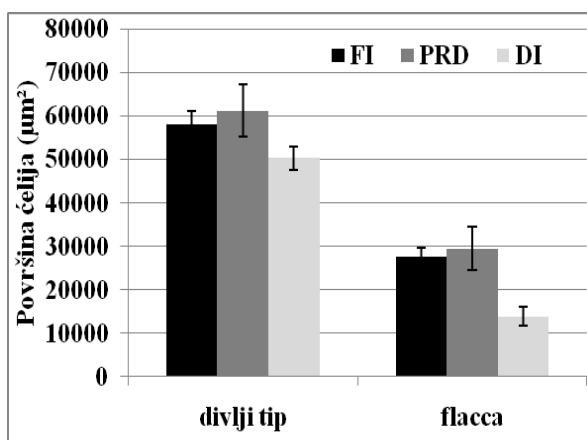
Kod divljeg tipa (Slika 100a) statistički značajna razlika između tretmana FI i DI, PRD na rast površine ćelija sloja I2c, se uočava pred zrenje ploda kod DI ($p < 0.01$) i u zrenju kod PRD ($p < 0.001$) (Tabela 77a).

Tabela 77. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja I2c divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	**	ns	ns	ns	ns	***	FI/PRD	ns	***	**	ns	ns	ns
FI/DI	ns	ns	ns	ns	**	ns	FI/DI	ns	ns	ns	***	***	***
PRD/DI	ns	ns	ns	ns	**	ns	PRD/DI	ns	ns	***	**	ns	***

Kod *flacca* (Slika 100b) uticaj tretmana vodnog deficita na površine ćelija sloja I2c se statistički značajno razlikuje između FI i PRD od 20 daa, i FI i DI od 42 daa ($p < 0.001$) (Tabela 77b).

Vrednosti površine ćelija sloja I2c perikarpa prikazane su na Slici 101.

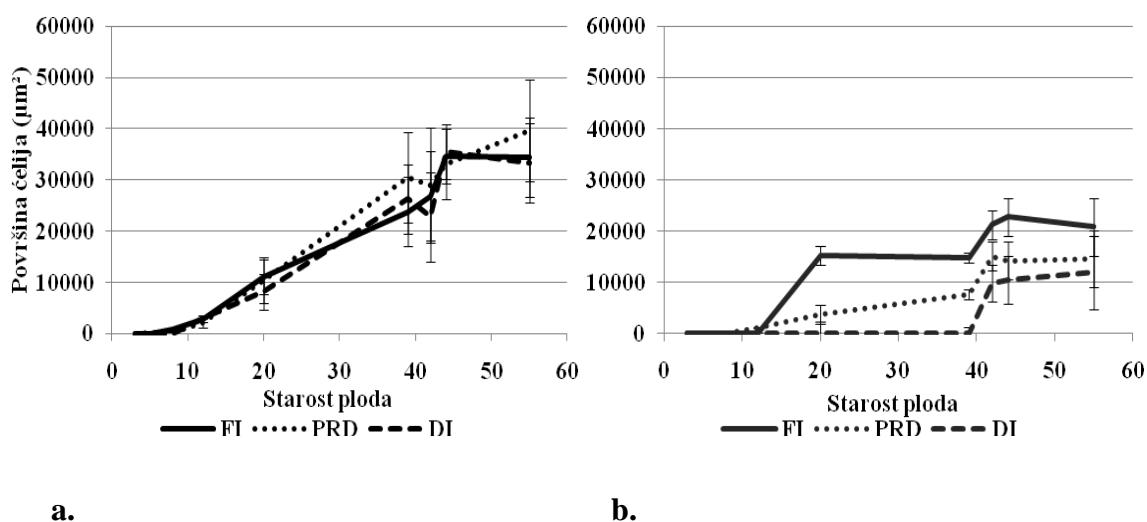


Slika 101. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija perikarpa sloja I2c zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD tretmana kod divljeg tipa i DI tretmana kod *flacca* (Tabela 77). Površina ćelija sloja I2c perikarpa u FI tretmanu veća je oko dva puta kod plodova divljeg tipa ($58158 \pm 2884 \mu\text{m}^2$), u odnosu na *flacca* ($27619 \pm 6057 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja I2c zrelog ploda kod divljeg tipa u tretmanima vodnog deficita veća je za 5% (PRD), a uticaj DI tretmana nije bio značajan. Površina ćelija sloja I2c perikarpa zrelog ploda kod *flacca* u tretmanima vodnog deficita manja je za 50% (DI) ($p < 0.001$) u poređenju sa FI tretmanom, a nema razlike između FI i PRD tretmana.

5.5.19. Sloj I2d

Prema ovoj studiji kod divljeg tipa sloj I2c se formira ranije u FI i PRD tretmanu (do 12 daa) dok se kod se kod *flacca* u svim tretmanima formira kasnije (do 20 daa) posebno u DI tretmanu (42 daa). Predstavlja četvrti sloj ćelija koji nastaje periklinalnom deobom sloja I2. Vrednosti površine ćelija sloja I2d perikarpa tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazane su na Slici 102a i b.



Slika 102. Površine ćelija sloja I2d perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija sloja I2d perikarpa utiče genotip i tretman kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 78). Površina ćelija perikarpa sloja I2d značajno raste od 20 do 55 daa u FI i PRD tretmanu divljeg tipa a od 39 daa zabeležen je uticaj PRD tretmana (Tabela 79).

Tabela 78. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja I2d. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

I2d	F	p
Genotip	113.064	<0.001
Tretman	29.475	<0.001
Genotip*Tretman	30.807	<0.001

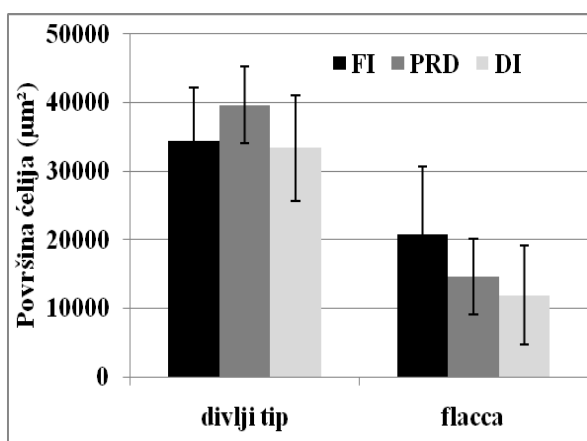
Kod divljeg tipa (Slika 102a) od 39 daa površina ćelija sloja I2d perikarpa se statistički značajno manja ($p < 0.001$) između FI i PRD i PRD i DI tretmana (Tabela 79a).

Tabela 79. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja I2d divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike među tretmanima.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	***	***	***	***	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	ns	ns	ns	ns	*	ns	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	***	***	***	***	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 102b) od 3 do 55 daa nije zabeležen statistički značajan rast površine ćelija perikarpa sloja I2d u FI, PRD i DI tretmanu, kao ni uticaj tretmana redukovano zalivanja (Tabela 79b).

Vrednosti površine ćelija sloja I2d perikarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 103.

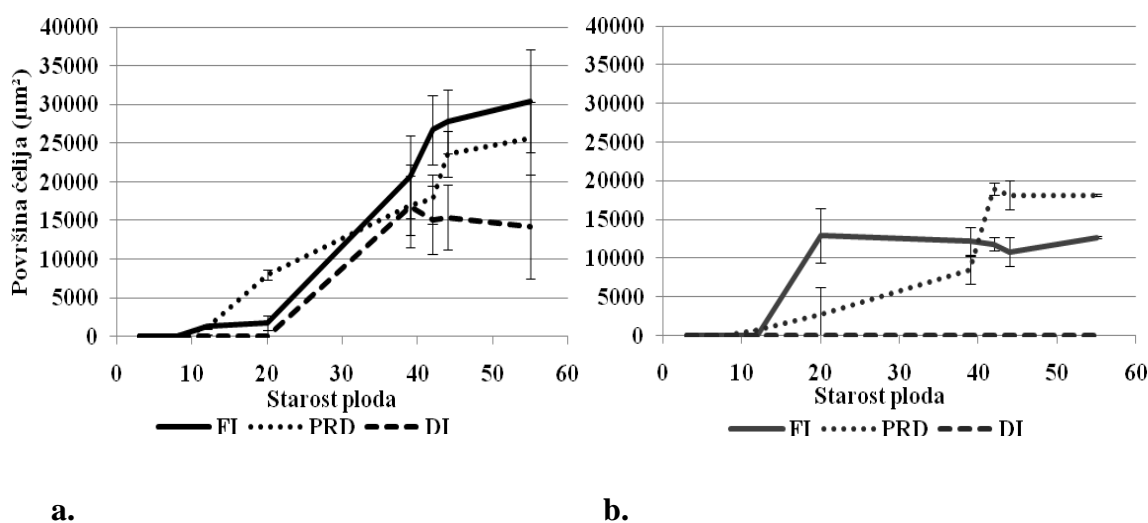


Slika 103. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija sloja I2d zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD tretmana kod divljeg tipa (Tabela 79a). Površina ćelija sloja I2d perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($34423 \pm 7724 \mu\text{m}^2$), u odnosu na *flacca* ($20778 \pm 5569 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija perikarpa sloja I2d zrelog ploda kod divljeg tipa značajno raste za 15% (PRD) ($p < 0.001$), dok je u DI tretmanu nepromenjena u odnosu na FI tretman. Kod genotipa *flacca* tretmani nemaju uticaja na površinu ovog sloja.

5.5.20. Sloj I2e

Prema rezultatima ove studije kod divljeg tipa sloj I2e se formira ranije u FI i PRD tretmanu (12 daa) u poređenju sa DI (39 daa) dok se kod se kod *flacca* u svim tretmanima formira kasnije (do 20 daa) ali se ne formira u DI tretmanu. Predstavlja poslednji sloj ćelija koji nastaje periklinalnom deobom sloja I2. Površina ćelija sloja I2e perikarpa tokom razvoja kod divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 104a i b.



Slika 104. Površine ćelija sloja EI2e divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost \pm standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površine ćelija sloja I2e utiče genotip i tretman, kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 80).

Tabela 80. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja I2e. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

I2e	F	p
Genotip	10.475	<0.01
Tretman	42.043	<0.001
Genotip*Tretman	6.538	<0.01

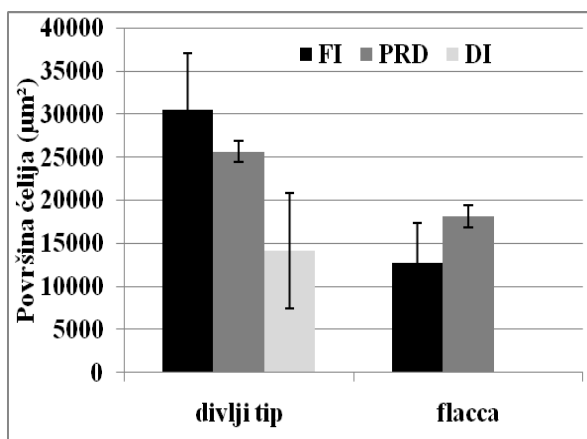
Kod divljeg tipa (Slika 104a) u fazi zrenja zabeležena je statistički značajna razlika ($p < 0.001$) između FI i PRD, PRD i DI tretmana u površini ćelija sloja I2e perikarpa (Tabela 81a).

Kod *flacca* (Slika 104b) od 42 daa postoji statistički značajna razlika ($p < 0.001$) u površini ćelija perikarpa sloja I2d između FI i PRD, kao i PRD i DI tretmana (Tabela 81b).

Tabela 81. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja I2e divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike među tretmanima.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns	***	FI/PRD	***	ns	ns	***	***	***
FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	FI/DI	***	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	*	ns	ns	ns	***	PRD/DI	ns	ns	*	***	***	***

Vrednosti površine ćelija sloja I2e perikarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 105.

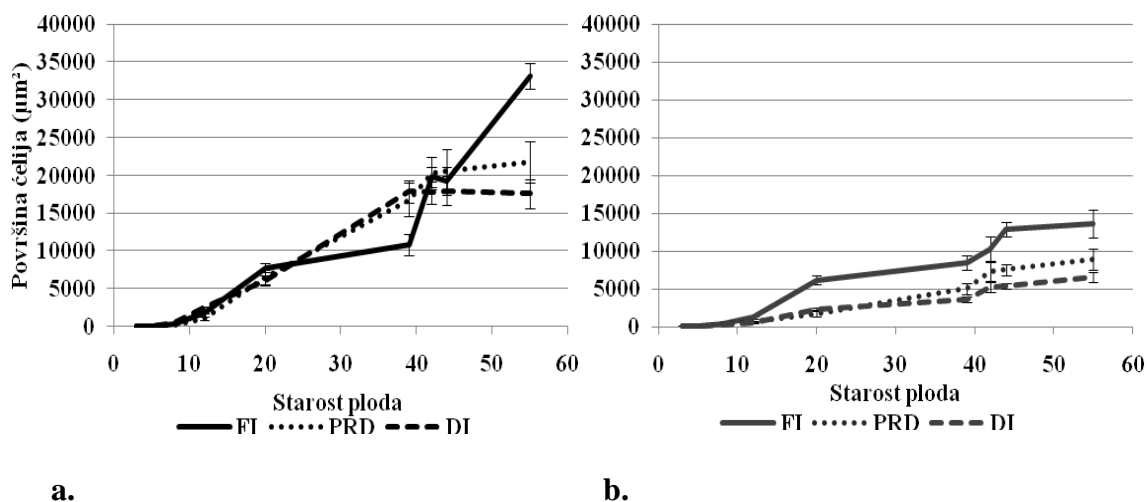


Slika 105. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija sloja I2e perikarpa zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD tretmana kod divljeg tipa i *flacca* (Tabela 81). Površina ćelija sloja I2e perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu veća je za više od dva puta kod plodova divljeg tipa ($30461 \pm 6678 \mu\text{m}^2$), u odnosu na *flacca* ($12695 \pm 1236 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja I2e perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa manja je za 16% (PRD), dok je u DI tretmanu nepromenjena u odnosu na FI tretman. Kod genotipa *flacca* površina ćelija sloja I2e perikarpa zrelog ploda veća je za 43% (PRD) ($p < 0.001$) dok je u DI tretmanu nepromenjena u poređenju sa FI tretmanom.

5.5.21. Sloj I2 (unutrašnji subepidermalni sloj, poslednji sloj mezokarpa)

Sloj I2 se i kod divljeg tipa i *flacca* nalazi iznad unutrašnjeg epidermisa ploda (I2), periklinalnim deobama ovog sloja nastaju svi slojevi koji nose naziv I2a do I2e. Površina ćelija sloja I2 tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 106a i b.



Slika 106. Površine ćelija perikarpa sloja I2 divljeg tipa (A) i *flacca* (B) paradajza u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površinu ćelija sloja I2 utiče genotip i tretman kao i interakcija genotip*tretman (Tabela 82). Površina ćelija sloja I2 značajno raste od 20 do 55 daa u sva tri tretmana. Od 39 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI na površinu ćelija perikarpa sloja I2, iako značajnosti u velikoj meri zavise od primenjenog tretmana i genotipa (Tabela 83).

Tabela 82. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja I2. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

I2	F	p
Genotip	198.931	<0.001
Tretman	28.683	<0.001
Genotip*Tretman	23.039	<0.001

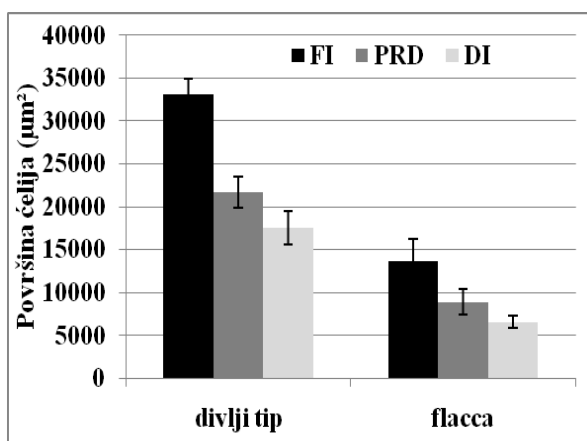
Kod divljeg tipa (Slika 106a) od 39 daa površina ćelija perikarpa sloja I2 perikarpa se statistički značajno razlikuje ($p < 0.001$) između FI i PRD, DI tretmana (Tabela 83a).

Tabela 83. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja I2 divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 12. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)							b)						
Starost ploda	12	20	39	42	44	55	Starost ploda	12	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	***	***	***	***	FI/PRD	ns	ns	ns	***	ns	ns
FI/DI	ns	ns	**	***	***	***	FI/DI	ns	ns	ns	***	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	***	***	***	***	PRD/DI	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 106b) od 39 daa postoji statistički značajan ($p < 0.001$) rast površine ćelija perikarpa sloja I2 u FI tretmanu, ali bez statistički značajnih razlika između tretmana, FI i PRD, DI (Tabela 83b).

Vrednosti površine ćelija perikarpa sloja I2 perikarpa zrelog ploda prikazane su na Slici 107.

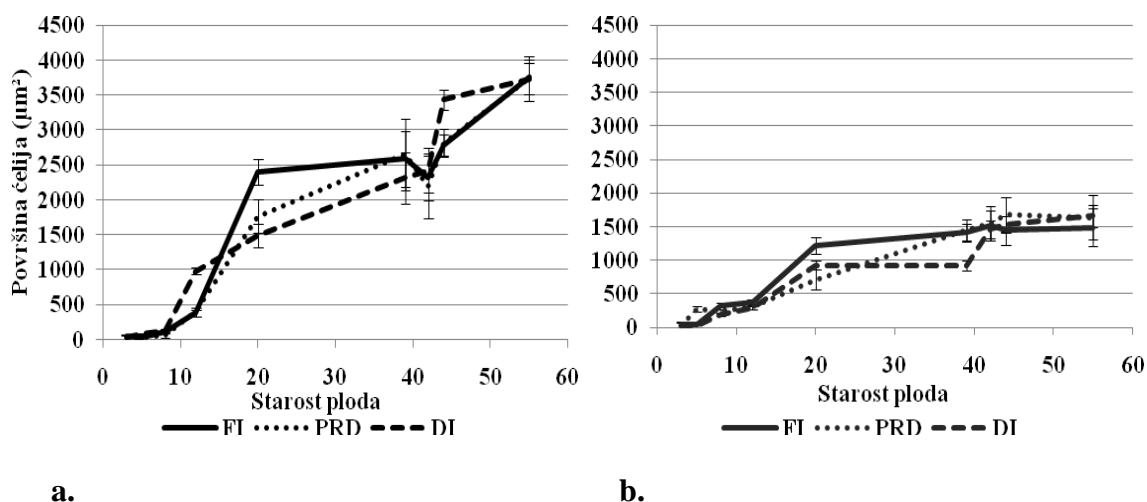


Slika 107. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija sloja I2 perikarpa zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD i DI tretmana kod divljeg tipa (Tabela 83a). Površina ćelija sloja I2 u FI tretmanu veća je skoro tri puta kod plodova divljeg tipa ($33155 \pm 1736 \mu\text{m}^2$), u poređenju sa *flacca* ($13558 \pm 1837 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja I2 perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa u tretmanima vodnog deficita manja je za 34% (PRD) do 47% (DI) ($p < 0.001$) u odnosu na FI tretman. Kod genotipa *flacca* tretmani nemaju uticaja na površinu ovog sloja.

5.5.22. Sloj II (unutrašnji epidermis, endokarp)

Završni sloj perikarpa kod ploda paradajza je predstavljen jednim slojem ćelija, građenim od sitnih ćelija koje su međusobno slične veličine i kvadratnog do pravougaonog oblika, sa celuloznim zidovima. Predstavlja granicu perikarpa i šupljina ploda, okaca. Površina ćelija perikarpa sloja II tokom razvoja ploda divljeg tipa i *flacca* u različitim tretmanima zalivanja (FI, PRD, DI) prikazana je na Slici 108a i b.



Slika 108. Površine ćelija sloja II perikarpa divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u tri tretmana (FI, PRD i DI) (srednja vrednost ± standardna greška)

Prema rezultatima dvofaktorske analize varijanse, na površine ćelija sloja II utiče genotip (Tabela 84). Površina ćelija perikarpa sloja II značajno raste od 20 do 55 daa u sva tri tretmana kod divljeg tipa a od 20 daa zabeležen je uticaj tretmana PRD i DI, koji u velikoj meri zavise od primenjenog tretmana (Tabela 140).

Tabela 84. Dvofaktorska analiza varijanse na površinu ćelija perikarpa sloja II. Faktori: genotip (divlji tip i *flacca*), tretman (FI, PRD, DI)

II	F	p
Genotip	93.975	<0.001
Tretman	0.214	ns
Genotip*Tretman	0.177	ns

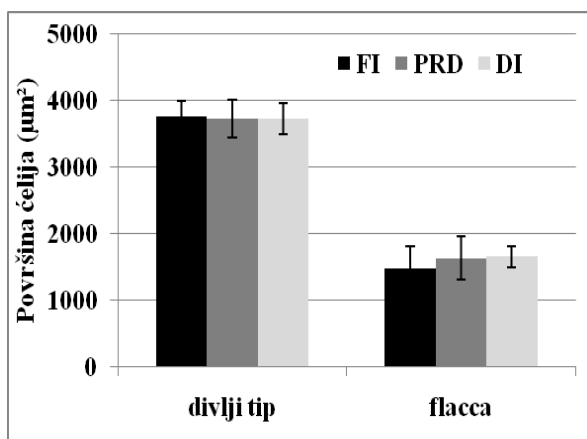
Kod divljeg tipa (Slika 108a) od 20 daa postoji statistički značajan ($p < 0.001$) rast površine ćelija perikarpa sloja II u FI, PRD i DI tretmanu. Od 44 daa su zabeležene

statistički značajne razlike ($p < 0.001$) u površini ćelija perikarpa sloja II perikarpa između FI i PRD, kao i PRD i DI tretmana (Tabela 85a).

Tabela 85. Post hoc Fisher LSD test na površinu ćelija sloja II divljeg tipa (a) i *flacca* (b) u različitim tretmanima. Između plodova starosti do 20. daa nije bilo statistički značajne razlike između tretmana.

a)						b)					
Starost ploda	20	39	42	44	55	Starost ploda	20	39	42	44	55
FI/PRD	ns	ns	ns	***	***	FI/PRD	ns	ns	ns	ns	ns
FI/DI	***	ns	ns	ns	*	FI/DI	ns	ns	ns	ns	ns
PRD/DI	ns	ns	ns	***	***	PRD/DI	ns	*	ns	ns	ns

Kod *flacca* (Slika 108b) od 5 do 55 daa ne postoji statistički značajan rast površine ćelija sloja II, kao ni uticaj tretmana redukovano zalivanja (Tabela 85b). Prosečne vrednosti površine ćelija sloja II zrelog ploda prikazane su na Slici 109.

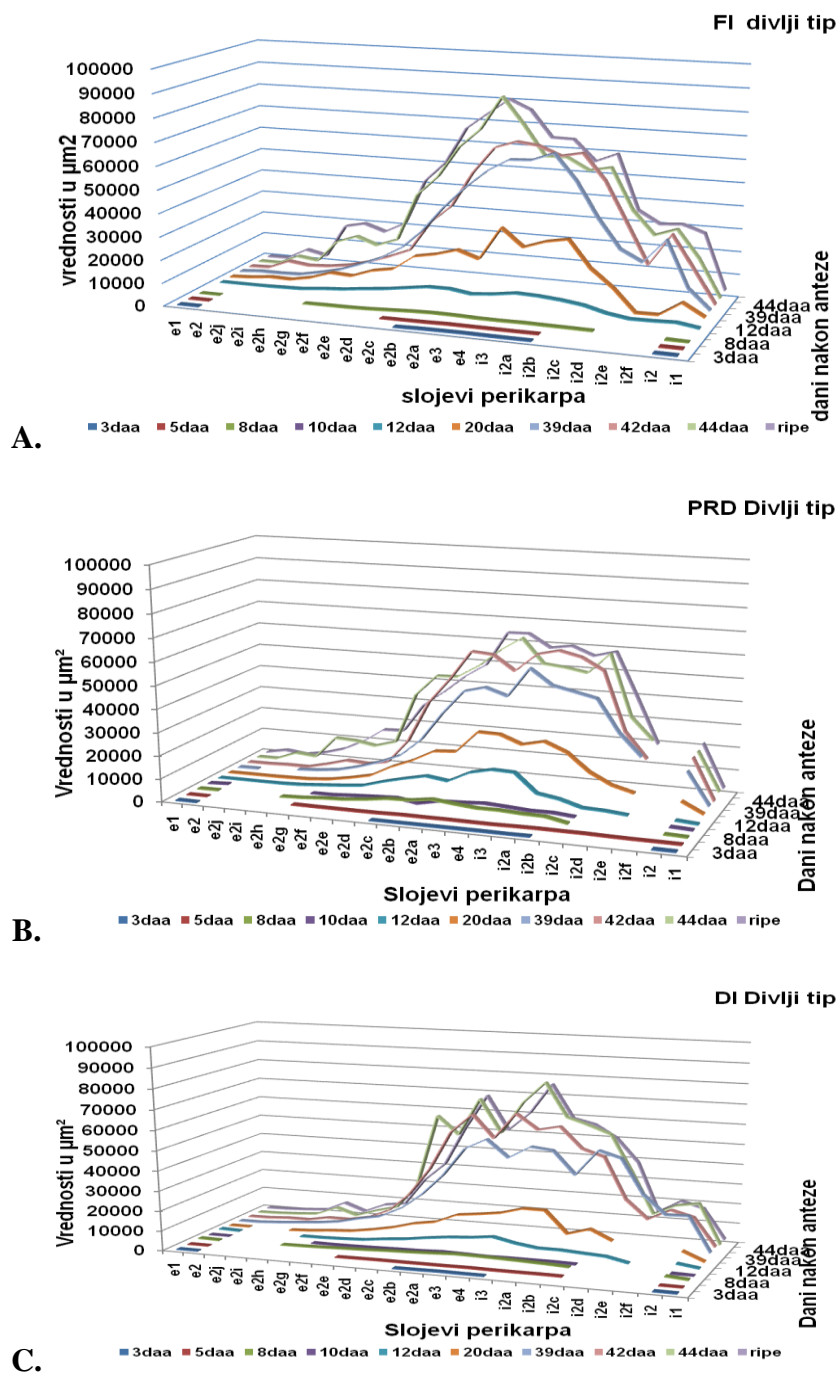


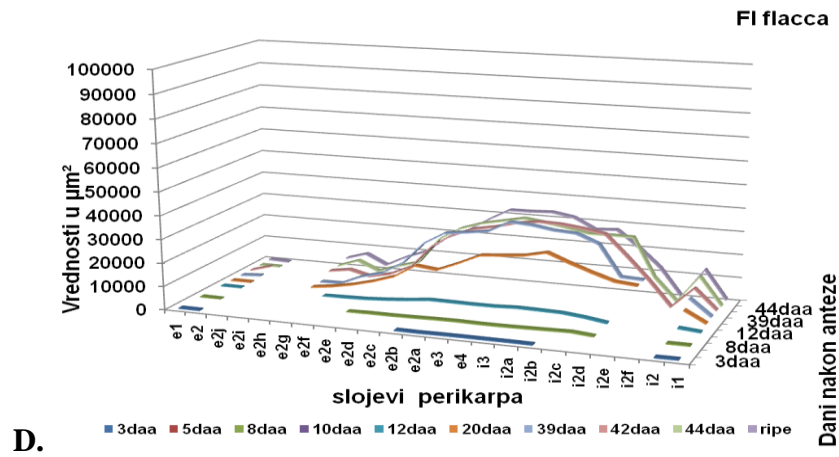
Slika 109. Uticaj tretmana (FI, PRD i DI) na površinu ćelija sloja II perikarpa zrelog ploda divljeg tipa i *flacca* (srednja vrednost ± standardna greška)

Rezultati Fisher LSD testa ukazuju da postoji statistički značajan uticaj PRD ($p < 0.001$) i DI ($p < 0.05$) tretmana kod divljeg tipa (Tabela 85a). Površina ćelija sloja II u FI tretmanu veća je kod plodova divljeg tipa ($3757 \pm 245 \mu\text{m}^2$), u poređenju sa *flacca* ($1486 \pm 284 \mu\text{m}^2$). Površina ćelija sloja II perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa je manja kod oba tretmana redukovano zalivanja (PRD i DI) u poređenju sa FI tretmanom. Kod genotipa *flacca* tretmani nemaju uticaja na površinu ovog sloja.

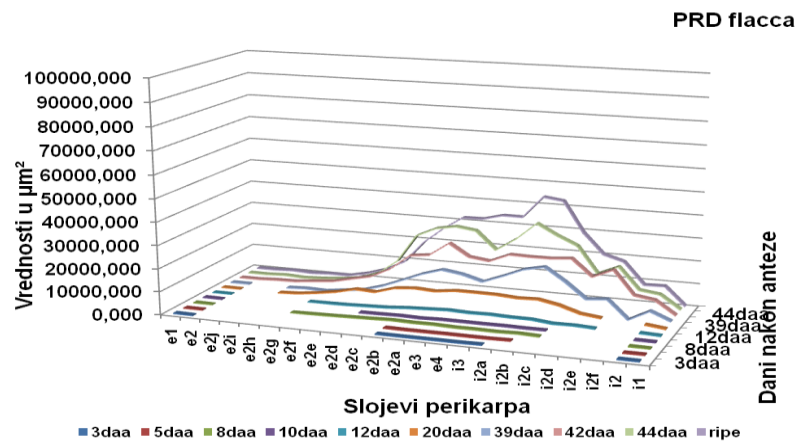
5.5.23. Razvoj slojeva perikarpa kod divljeg tipa i *flacca*

Razvoj slojeva perikarpa kod divljeg tipa i *flacca* u tri tretmana zalivanja (FI, PRD i DI), prikazan je na Slici 110A-F.

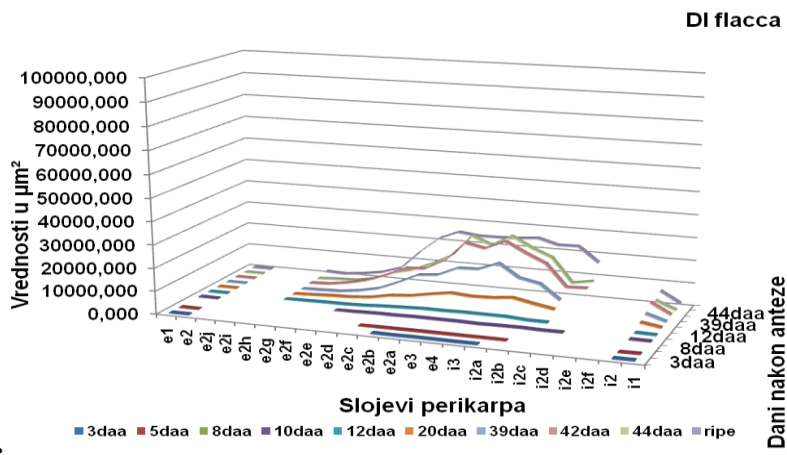




D.



E.



F.

Slika 110 (A-F). Površina ćelija u slojevima perikarpa tokom vremena, vrednosti su prikazane u μm^2 , kod divljeg tipa (A, B, C) i *flacca* (D, E, F) u tri tretmana zalivanja FI (A, D), PRD (B, E) i DI (C, F)

Na Slikama 110A-F prikazan je prostorni raspored slojeva perikarpa u FI, PRD i DI tretmanu za divlji tip i *flacca*. U početnim fazama razvoja (do 12 daa) kod oba

genotipa veličina ćelija unutar slojeva kroz perikarp je homogena. Već od 12 daa, veličina ćelija većine centralno postavljenih slojeva perikarpa prolaze kroz fazu ubrzanog rasta dok spoljašni epidermalni sloj i endokarp (unutrašnji epidermalni sloj) (veličine od 290 do 3756 μm^2), kao i slojevi neposredno ispod njih (E2 i I2) (431 do 33 154 μm^2) ostaju do faze zrenja ploda građeni od sitnijih ćelija (Slike 110A-F). Pošto slojevi E2 i I2 formiraju nove ćelijske slojeve, moguće je posmatrati vreme njihovog nastanka i rast ćelija koje pripadaju novoformiranim slojevima. Prvi formirani ćelijski slojevi (E2a, E2b i I2a, I2b) počinju prvi da rastu i ćelije koje ih grade najranije dostižu maksimalnu veličinu. Nakon toga se formiraju ćelijski slojevi od E2 i I2 (E2c do E2j i I2c do I2f). Ukoliko se svi slojevi nastali od E2 i I2 sloja sagledaju (Slike 110A-F) jasno je da je prostorna distribucija asimetrična: više slojeva ćelija se formira od spoljašnjeg subepidermalnog sloja (E2) dajući spoljašnji deo perikarpa, nego od unutrašnjeg subepidermalnog sloja (I2) koji će formirati unutrašnji deo perikarpa. Ćelije koje čine unutrašnji subepidermalni sloj (I2) rastu brže nego one koje čine spoljašnji subepidermalni sloj (E2).

Kod genotipa *flacca*, šablon prostorne distribucije veličine ćelija je sličan divljem tipu, osim što je tokom razvoja ploda rast ćelija limitiran tako da je veličina ćelija u svim slojevima perikarpa manja, a i slojevi perikarpa su manje brojni u poređenju sa divljim tipom. Intenzitet deoba ćelija je manji kod genotipa *flacca* u odnosu na divlji tip, što se može videti kod *flacca* 12 daa (Slika 110 D): samo 10 slojeva perikarpa se formiralo od sloja E2 i 4 sloja se formiralo od sloja I2 kod *flacca* u poređenju sa 7 slojeva formiranih od E2 i 6 slojeva od I2 kod divljeg tipa (Slika 110 A).

Da bi se utvrdilo koji su slojevi perikarpa najviše pretrpeli uticaj tretmana redukovano zalivanja, poređen je razvoj glavnih slojeva perikarpa kod divljeg tipa (Slika 110 B i C) i *flacca* (Slika 110 E i F). Kod divljeg tipa, najveći uticaj tretmana redukovano zalivanja na veličinu perikarpa se ispoljava na centralno postavljene slojeve E3, E4 i I3, a nakon toga i na slojeve E2a, E2b, I2a i I2b. Negativni efekti tretmana redukovano zalivanja (PRD ili DI) na veličinu ćelija su najviše uočljivi u fazi zrelog ploda u spoljašnjim delovima perikarpa, tj. slojevima od E2a do E2f (Slika 110 B,C). Unutrašnji slojevi perikarpa koji nastaju nakon potpunog otvaranja cveta (I2a, I2b, I2c) nisu ili su pod slabim uticajem tretmana redukovano zalivanja.

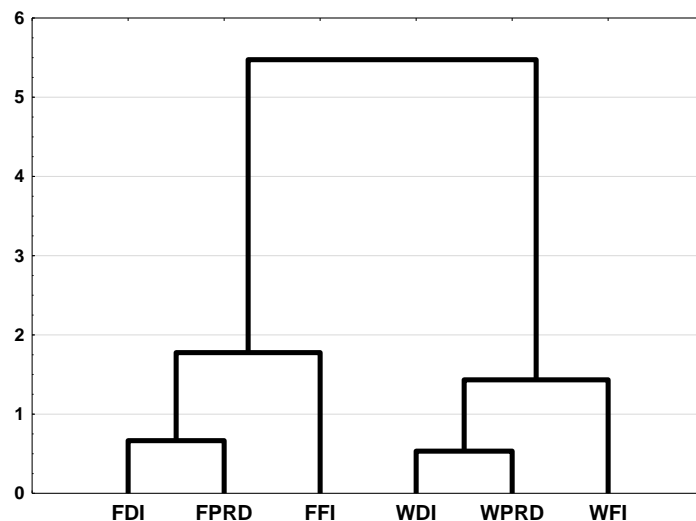
Kod *flacca* u FI tretmanu, stepen rasta ćelija kod svih slojeva perikarpa je sličan divljem tipu do 20 daa (Slike 110 A i D). Nakon 20 daa, ćelije perikarpa kod genotipa *flacca* značajno usporavaju sa rastom koji nakon 40 daa potpuno prestaje. U uslovima tretmana redukovano zalivanja (PRD i DI) kod genotipa *flacca* stepen rasta ćelija je manji nego u FI tretmanu do 40 daa, nakon čega je zabeležen rast ćelija u kasnim danima razvoja u tretmanima redukovano zalivanja, pogotovo u PRD tretmanu (Slika 110 E). U PRD tretmanu ćelije perikarpa dostižu sličnu konačnu veličinu kao u FI kod većine slojeva ćelija ili čak imaju veće ćelije u I2a sloju (Slika 110 E). U DI tretmanu (Slika 110 F) ćelije unutar svih slojeva tokom razvoja ploda rastu sporije i dostižu manju veličinu u odnosu na FI tretman.

U fazi zrelog ploda u FI tretmanu uočene su značajne razlike u veličini ćelija između divljeg tipa i *flacca* u svim slojevima perikarpa. Ove razlike su bile veće u unutrašnjim nego u spoljašnjim slojevima i kod *flacca* je dva do tri puta manja nego kod divljeg tipa (npr. E2b kod divljeg tipa i *flacca* 66754,5 i 28544,5 μm^2) i oko dva puta manja u unutrašnjim slojevima (npr. I2b kod divljeg tipa i *flacca* 55807,9 i 26968,9 μm^2). Veličina ćelija kod genotipa *flacca* u svim formiranim slojevima je manja nego kod divljeg tipa. Tako npr., 20 daa kod genotipa *flacca* ćelije perikarpa u FI tretmanu su slične veličine kao ćelije perikarpa divljeg tipa u DI tretmanu.

5.5.24. Uporedna analiza citoloških parametara rasta ploda

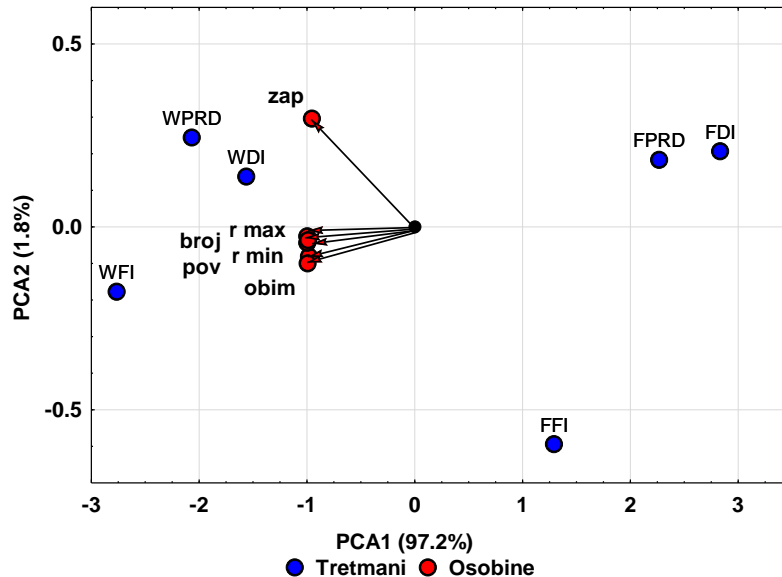
5.5.24.1. Analiza citoloških parametara ploda blizu faze zrenja

Klaster analiza citoloških parametara rasta ploda u poslednjem danu analize urađena je na matrici srednjih vrednosti parametra dobijenih 44 daa. U analizu su uključene sledeće osobine: broj, zapremina, površina, obim i prečnik ćelija. Dendrogram je prikazan na Slici 111. Na Slici 111. se uočavaju dva klastera, prvi klaster čine tretmani *flacca* dok drugi klaster čine tretmani divljeg tipa, što znači da postoje velike genotipske razlike u citološkim parametrima između divljeg tipa i *flacca*. Razlike unutar oba genotipa (divlji tip i *flacca*) su posledica uticaja vodnog režima.



Slika 111. Klaster analiza pokazatelja veličine ćelija perikarpa posmatranih tretmana 44 daa.

Sa dendrograma se primećuje da su efekti PRD i DI tretmana slični kod oba genotipa, ali se značajno razlikuju od parametara koji opisuju veličinu ćelija u FI tretmanu a odnose se na broj ćelija, zapreminu, površinu, obima i prečnik ćelija. Grafički prikaz analize glavnih komponenti (PCA) je dat na Slici 112.



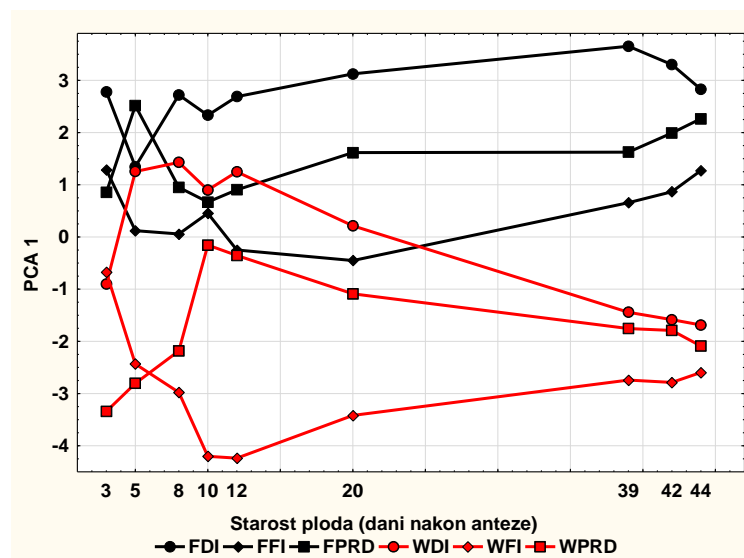
Slika 112. Grafički prikaz analize citoloških parametara ploda starog 44 daa u prostoru prve i druge ose. Plavi kružići označavaju kombinacije genotip-tretman a crveni kružići označavaju merene parametre. Prvo slovo u nazivu tretmana označava genotip (F–*flacca*, W–divlji tip) dok ostatak naziva označava vodni režim. Zap-zapremina ćelija, broj-broj ćelija perikarpa, pov-prosečan površina ćelija, r-prečnik

Obe ose zajedno prikazuju 99% originalnih podataka i sve osobine imaju veliki uticaj na razdvajanje tretmana duž prve ose. Sa Slike 112 se uočava da se sa leve strane vodoravne ose nalaze tretmani divljeg tipa (WFI, WPRD i WDI) a sa desne strane genotip *flacca* (FFI, FPRD i FDI), iz čega se može zaključiti da se ova dva genotipa potpuno razlikuju. Takođe se primećuje da su tretmani kod divljeg tipa slični jer je rastojanje između njih manje nego kod genotipa *flacca*, pogotovu između PRD i DI tretmana kod *flacca*. Na osnovu grupisanja osobina, tj. merenih parametara oko genotipova vidimo da se divlji tip karakteriše većim vrednostima svih merenih parametara. Što se tiče razdvajanja po drugoj osi, vidi se da najveću važnost ima zapremina ćelija i da ćelije perikarpa u sva tri tretmana kod divljeg tipa imaju najkрупnije ćelije. Sa druge strane plodovi iz FI tretmana imaju veći broj ćelija perikarpa u odnosu na PRD i DI tretmane kod oba genotipa (Slika 111). Najveća udaljenost između FI i PRD i DI tretmana je uočena kod genotipa *flacca*, što znači da je kod ovog genotipa najveći uticaj tretmana redukovanog zalivanja na razvoj parametara veličine ćelija perikarpa.

5.5.24.2. Analiza citoloških parametara ploda tokom vremena

Da bi se utvrdio međusobni odnos posmatranih citoloških parametara tokom vremena urađena je analiza glavnih komponenti (PCA) od 3 do 44-og dan. Grafički prikaz prve ose za svaku od ovih analiza je dat na Slici 113.

Sa Slike 113 se uočava da postoji velika sličnost parametara koji opisuju veličinu ćelija perikarpa između FI i PRD tretmana kod *flacca* sa PRD i DI tretmanima kod divljeg tipa i da genotipovi počinju da se značajno međusobno razlikuju posle 20-og dana. Nakon 20-og dana potpuno se grupišu svi parametri veličine ćelija po genotipovima, tako da kod oba genotipa postoji sve veća sličnost svih parametara veličine ćelija u PRD i DI tretmanu u poređenju sa FI (Slika 113).



Slika 113. Prikaz analize osnovnih komponenti citoloških parametara ploda tokom razvoja u prostoru prve ose od 3 do 44 daa (crvenom bojom je označen divlji tip a crnom *flacca*. DI tretman je označen kružićima, FI tretman romboidima a PRD tretman kvadratićima)

Parametri veličine ćelija perikarpa koji najviše utiču na razdvajanje tretmana za svaki od posmatranih dana su prikazane u Tabeli 86.

Tabela 86. PCA analiza za prvu osu za 3, 5, 8, 10, 12, 20, 39, 42 i 44 daa.

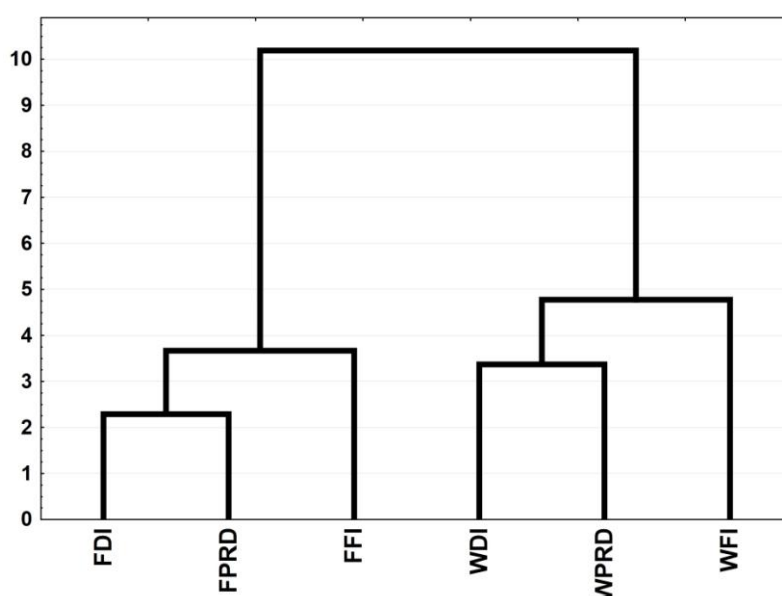
	Faktor 1 za 3daa	Faktor 1 za 5daa	Faktor 1 za 8daa	Faktor 1 za 10 daa	Faktor 1 za 12daa	Faktor 1 za 20daa	Faktor 1 za 39daa	Faktor 1 za 42 daa	Faktor 1 za 44 daa
Broj ćelija	-0.186	-0.582	-0.215	-0.598	-0.899	-0.837	-0.948	-0.970	-0.975
Zapremina ćelija	-0.746	-0.690	-0.923	-0.959	-0.926	-0.672	-0.983	-0.975	-0.911
Površina ćelija	-0.988	-0.976	-0.993	-0.972	-0.994	-0.991	-0.996	-0.997	-0.996
Obim ćelija	-0.987	-0.990	-0.984	-0.976	-0.996	-0.997	-0.996	-0.994	-0.997
Prečnik ćelija	-0.996	-0.989	-0.987	-0.977	-0.994	-0.997	-0.991	-0.980	-0.993
% objašnjene varijanse	75.204	78.400	79.909	81.963	92.497	84.993	97.005	96.996	95.695

Iz Tabele 86 možemo uočiti da divlji tip ima visoke vrednosti za sve posmatrane citološke parametre perikarpa i to počevši od 8 daa. Kod svih merenih citoloških parametara vrednosti od 8 daa su negativne (Tabela 86) a sa druge strane vidimo da se na negativnom delu Slike 113 nalaze samo tretmani divljeg tipa (PRD i FI) i veće vrednosti za sve posmatrane parametre. U periodu od 3-5 daa zapremina ćelija nema velikog uticaja na razdvajanje tretmana, da bi se nakon toga tretmani potpuno razdvojili

po ovoj osobini. Takođe, broj ćelija nema veliki uticaj na razdvajanje sve do 10-og dana. Slika 113 nam ukazuje na odvajanje FI tretmana kod oba genotipa, jer već od 8 daa svi parametri veličine ćelija, osim broja ćelija, su veći u FI u odnosu na ostale tretmane, a 10 daa svi mereni parametri kod divljeg tipa imaju najviše vrednosti. Kod *flacca*, svi mereni parametri veličine ćelija najveći su u FI tretmanu u odnosu na tretmane redukovano zalivanja i ostaju takvi do faze blizu zrelog ploda (Slika 113).

5.5.24.3. Analiza površine ćelija perikarpa po slojevima zrelog ploda

Klaster analiza veličina ćelija perikarpa po slojevima izvršena je na matrici srednjih vrednosti dobijenih 55 daa, a u analizu su uključene vrednosti površina ćelija svih formiranih slojeva perikarpa. Dendrogram je prikazan na Slici 114.

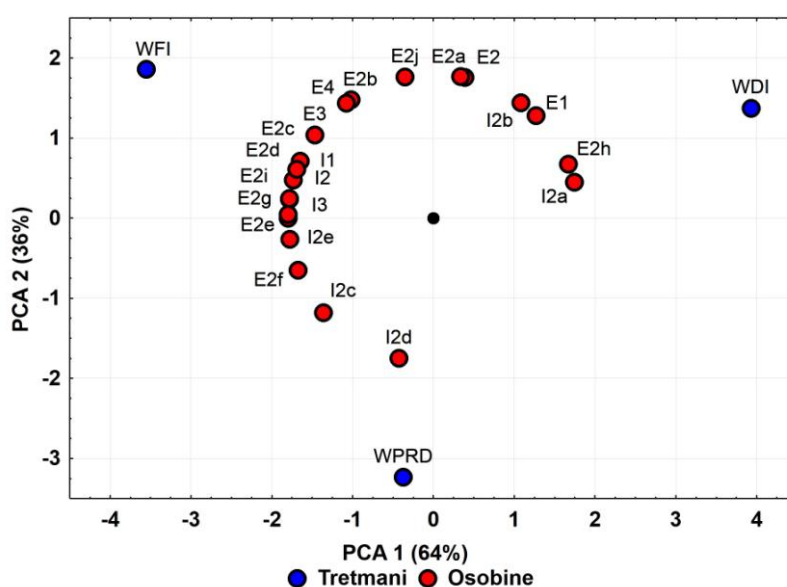


Slika 114. Klaster analiza površine ćelija posmatranih tretmana i genotipova u fazi zrelog ploda.

Sa Slike 114 se uočava da se genotipovi razdvojili u dva klastera, prvi klaster čine tretmani *flacca* dok drugi klaster čine tretmani divljeg tipa, što znači da postoje velike razlike veličine ćelija po slojevima perikarpa između genotipova. Razlike unutar oba genotipa (divlji tip i *flacca*) su posledica uticaja vodnog režima. Sa dendrograma se primećuje da se veće razlike u veličini slojeva ćelija

perikarpa između tretmana javljaju kod divljeg tipa nego kod *flacca*, odnosno da je uticaj PRD i DI tretmana veći kod divljeg tipa nego kod *flacca*.

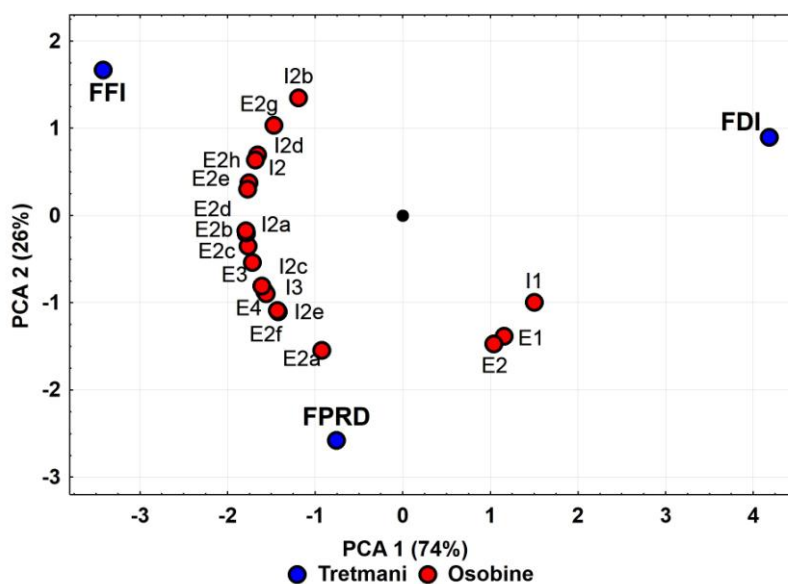
Grafički prikaz rezultata metode glavnih komponenti (PCA) dat je na Slici 115. Svi slojevi perikarpa osim E1 i E2, kod divljeg tipa i I1 kod *flacca* (Slika 116) imaju veliki uticaj na razdvajanje tretmana duž prve ose. Sa Slike 115 se uočava da se duž prve ose kod divljeg tipa razdvajaju slojevi spoljašnjih epidermalnih i subepidermalnih ćelija (E1, E2) kao i slojevi koji su se neposredno posle njih se formirali (E2a, I2a, I2b), jer imaju najveće prosečne površine u DI tretmanu u odnosu na FI i PRD tretmane.



Slika 115. Grafički prikaz veličine slojeva ćelija divljeg tipa zrelog ploda u prostoru prve i druge ose. Plavi kružići označavaju kombinacije genotip-tretman a crveni kružići označavaju slojeve perikarpa.

Što se tiče razdvajanja slojeva po drugoj osi tu najveću važnost imaju svi slojevi osim poslednje formiranih slojeva od spoljašnjeg subepidermalnog E2 (E2e, E2f) i I2 (I2c, I2d i I2e) koji su veći u PRD tretmanu u odnosu na ostale tretmane doprinoseći da se PRD odvoji od ostalih tretmana. Pošto su vrednosti tih slojeva negativne (Slika 115), u donjem delu grafika nalaze slojevi koji svojom veličinom najmanje doprinose ukupnoj veličini perikarpa u FI. Slojevi koji najviše doprinose veličini perikarpa (E2b, E3, E4 i I3) na slici 115 nalaze se bliže FI tretmanu kod divljeg tipa što i doprinosi većoj debljini perikarpa u ovom tretmanu u odnosu na PRD i DI.

Sa Slike 116 se uočava da se duž prve ose kod *flacca* razdvajaju slojevi spoljašnjih epidermalnih i subepidermalnih ćelija (E1, E2) i unutrašnjih epidermalnih, egzokarp (I1), koji imaju najmanje prosečne površine u DI tretmanu u odnosu na FI i PRD tretmane najmanji doprinos ukupnoj veličini perikarpa. Što se tiče razdvajanja slojeva po drugoj osi najveću važnost imaju svi slojevi osim poslednje formiranih slojeva nastalih od E2 (E2e do E2h) kao i I2, I2b, I2d doprinoseći da se FI kod *flacca* odvoji od ostalih tretmana. Pošto su vrednosti slojeva E2, b, c, E3, E4, I3, I2a na Slici 116 negativne, smatramo da se u donjem delu grafika nalaze slojevi koji svojom veličinom najviše doprinose ukupnoj veličini perikarpa u FI i PRD tretmanima.



Slika 116. Grafički prikaz veličine slojeva ćelija perikarpa *flacca* zrelog ploda u prostoru prve i druge ose. Plavi kružići označavaju kombinacije genotip-tretman a crveni kružići označavaju slojeve perikarpa.

6. DISKUSIJA

6.1. Eksperimentalni sistem

Prosečni sadržaj vode u supstratu tokom trajanja oglada kod biljaka gajenih u FI tretmanu je održavan blizu poljskog vodnog kapaciteta (35%), dok su prosečne vrednosti sadržaja vode u supstratu bile 15-18% u DI i u nezalivanoj strani PRD tretmana. Najveća ukupna količina vode utrošena je za zalivanje biljaka divljeg tipa u FI tretmanu (74,3 litara). Iako je bilo očekivano da genotip *flacca*, koji se odlikuje višom transpiracijom i stalno otvorenim stomama na listovima (Tall, 1966, Neill i Horgan, 1985, Jones i sar., 1987) troši mnogo više vode od divljeg tipa, potrebe ovih biljaka za vodom u FI tretmanu su bile 9 litara manje.

U ovom eksperimentu biljke divljeg tipa u tretmanima redukovano zalivanja, PRD i DI, su zalivane sa oko 60% (DI) odnosno oko 70% (PRD) od ukupne količine vode kojom su zalivane biljke u FI tretmanu. Podaci dostupni u literaturi, u vezi sa načinima zalivanja biljaka u uslovima PRD tretmana se dosta razlikuju, što predstavlja otežavajuću okolnost prilikom poređenja rezultata do kojih su došli različiti autori. Kod većine oglada u kojima su se primenjivali PRD tretmani, biljke izložene PRD tretmanu dobijaju za oko 30-50 % manju količinu vode u poređenju sa biljkama koje rastu u FI tretmanu. Takav oblik redukovano zalivanja, gde PRD predstavlja 70% od FI, primenjen je na vinovoj lozi (de la Hera i sar., 2007), krompiru (Wakrim i sar., 2005, Liu i sar., 2006) i pasulju (Wakrim i sar., 2005), a PRD ogled sa 50% manjom količinom vode od FI tretmana primenjen je u eksperimentima sa paradajzom (Davies i sar., 2000, Zegbe-Domingues i sar., 2003, Mingo i sar., 2004, Kirda i sar., 2004, Zegbe i sar., 2004, Savić i sar., 2008, Rančić, 2011), vinovom lozom (Stoll i sar., 2000, dos Santos i sar., 2007), paprikom (Dorji i sar., 2005), jabukom (Leib i sar., 2006) i maslinom (Wahbi i sar., 2005).

Na osnovu podataka koji su takođe dostupni u literaturi, postoje različiti kriterijumi za određivanje dinamike promene strana zalivanja u PRD tretmanu. Kod većine objavljenih studija, dužina PRD ciklusa je već unapred fiksirana na određeni broj dana kao npr. u eksperimentima sa paradajzom (Davies i sar., 2000, Mingo i sar., 2004) i vinovom lozom na 10 do 14 dana (Stoll i sar., 2000, dos Santos i sar., 2007, Antolín i

sar., 2006), na 2-4 nedelje kod jabuke (Leib i sar., 2006), ili svakog dana kod paprike (Dorji i sar., 2005). Zamena strana u PRD tretmanu u ovom eksperimentu nije unapred vezana za određeni period već je vršena kada je sadržaj vode u strani koja nije zalivana opao ispod 15-18%. Vreme koje je prošlo od zasnivanja sistema zalivanja do prve zamene strana u ovom eksperimentu u PRD tretmanu divljeg tipa iznosilo je 6 dana, dok je kod *flacca* bilo potrebno duplo više vremena, tj. 12 dana. Nakon prve promene strana, sadržaj vode u prethodno zalivanoj strani korena PRD opada brže, pa je kod divljeg tipa, prosečno vreme između dve promene strana iznosilo 3-4 dana, dok je kod *flacca* taj period skoro 2-3 puta duži. Ovi rezultati ukazuju na to da korenov sistem divljeg tipa mnogo brže usvaja vodu iz zalivane strane nego kod *flacca*, što rezultira time da je *flacca* biljkama potrebno više vremena za jedan ciklus. Razlog velike razlike u usvajanju vode kod divljeg tipa i *flacca* bi mogao da se dovede u vezu sa veličinom korena ovih genotipova iako ona nije merena. Međutim, rezultati drugih autora ukazuju na to da je kod *flacca* korenov sistem značajno kraći (Saab i sar., 1990; Prokić i Stikić, 2011) i ima manju kako svežu masu (za 60 do 70%) tako i suhu masu za 50% (Milosavljević, 2012) do 57% (Rančić, 2011) u poređenju sa korenovim sistemom divljeg tipa. Takođe, poznato je iz literature da ABA-deficitarni mutanti imaju smanjenu hidrauličnu provodljivost korena (Holbrook i sar., 2002). Ova osobina u kombinaciji sa visokom provodljivošću stoma, čini ABA-deficitarne mutante veoma podložnim embolizmu (Rančić, 2011). Takođe, pošto su biljke *flacca* mutanta znatno niže, za oko 50% u odnosu na divlji tip (Jones i sar., 1987, Rančić, 2011, Milosavljević i sar., 2012), može se pretpostaviti da je njihova potreba za vodom manja. Slična dinamika sadržaja vode i perioda okreta strana u PRD tretmanu u našoj studiji uočena je i u drugim PRD eksperimentima sa ovim genotipovima (Rančić, 2011, Milosavljević i sar., 2012), kao i sa drugim genotipovima paradajza (Savić, 2008, Sobeih i sar., 2012, Wang i sar., 2012).

Ukupan broj okreta u PRD tretmanu, tokom 60-dnevnog trajanja eksperimenta iznosio je kod divljeg tipa 14, a kod *flacca* 5. Zegbe-Dominguez i sar. (2003) i Zegbe i sar. (2005) u eksperimentima sa paradajzom navode 14 okreta tokom 100 dana, dok nasuprot tome Mingo i sar. (2004) u eksperimentu od 56 dana navode samo tri okreta kod divljeg tipa. Iako je ogled Mingo i sar. (2004) bio slične dužine kao i naš, oni su u ovom eksperimentu sadržaj vode u FI tretmanu, kao i PRD zalivane strane, održavali na višem nivou (45%), dok je nezalivana PRD strana spuštana niže (12-5%) u odnosu na

vrednosti u ovom eksperimentu. Prosečna vrednost sadržaja vode u nezalivanoj strani kod divljeg tipa je iznosila 16,5%, a minimalna zabeležena vrednost je bila 12%.

Sadržaj vode u zalivanoj strani korena PRD tretmana u ovom ogledu relativno brzo pada nakon prvog okreta u odnosu na početnu vrednost, naročito kod divljeg tipa. Sličnu dinamiku sadržaja vode u supstratu utvrdili su i drugi autori u eksperimentima sa PRD, što ukazuje na to da korenov sistem mnogo brže usvaja vodu iz zalivane strane PRD tretmana nego u FI i na taj način biljka delimično kompenzuje nedostatak vode u nezalivanoj strani (Kang i sar., 2002). Razlog velike razlike u sadržaju vode u zemljišnom supstratu između FI (35%) i prosečne vrednosti zalivane polovine korena u PRD (24,3%) bi mogao da se objasni intenzivnijim usvajanjem vode od strane korena PRD biljaka i intenzivnijim rastom korena u PRD tretmanu u odnosu na kontrolne biljke. To je utvrđeno kod divljeg tipa paradajza (Mingo i sar., 2004, Savić, 2008, Rančić, 2011) i vinove loze (Dry i sar. 2000, Santos i sar. 2007). U prilog tome su i rezultati koji ukazuju da se u uslovima kada se deo korenovog sistema izlaže sušenju inicira brzi rast korenovog sistema nakon ponovnog zalivanja (Kang i sar., 2002, Guang-Cheng i sar., 2008), a kao rezultat toga inicira se formiranje bočnih korenova i njihovo izduživanje (Liang i sar., 1996, Kang i Zhang, 2004). Takav korenov sistem se odlikuje povećanom hidrauličnom provodljivošću preko proteinskih kanala tkz. akvaporina. Takođe se objašnjenje može naći i u obrazovanju kanala za vodu (akvaporina) na nivou ćelija korena. Akvaporini regulišu ulazak molekula vode u ćeliju u uslovima nedostatka vode u zemljištu (Martre i sar., 2002) tako što deluju na radijalni transport vode u korenu (Maurel i Chrispeels, 2001, Tyerman i sar., 2002). Na aktivnost akvaporina utiče veliki broj faktora uključujući pH, osmotski gradijent, vlažnost zemljišta i dostupnost hranljivih supstanci (Clarkson i sar., 2000). Kang i Zhang (2004) ukazuju da su novoformirani bočni korenovi osetljiviji na deficit vode u zemljištu i da povećavaju unos nutrijenata iz zemljišnog supstrata (Wang i sar., 2009). Unos nutrijenata u PRD tretmanu je veći u poređenja sa FI kod gajenih vrsta, npr. kod paradajza (Kirda i sar., 2005), kukuruza (Li i sar., 2007), krompira (Shahnazari i sar., 2008; Wang i sar., 2009). U kasnijem razvoju korena u uslovima vodnog deficita redistribucija suve mase je veća u korenu nego u stablu (Montero i sar., 2001), smatra se da se time u uslovima vodnog deficita održava veća apsorpciona površina korena, kao npr. kod paprike (Guang-Cheng i sar., 2008).

Dry i Loveys (2000) su ukazali da kod vinove loze primena PRD utiče na razvoj korenovog sistema, pa se tako više bočnih korenova razvija u dubljim slojevima zemljišta (Gallardo i sar., 1994) što doprinosi većem razvoju korenovog sistema u poređenju sa FI. Takav korenov sistem značajno povećava hidrauličnu provoljivost, kao npr. kod pustinske agave u uslovima menjanja strana navodnjavanja (North i Nobel, 1991) ili usled lokalnog smanjenja snabdevanja vodom kao npr. kod jabuke, breskve i kruške (Poni i sar., 1992). Rančić (2011) navodi da hidraulična provodljivost korena paradajza zavisi od tretmana, odnosno ista studija ukazuje da nema značajnih razlika u hidrauličnoj provodljivosti pojedinačnih bočnih korenova između optimalno zalivanih biljaka i biljaka izloženih vodnom deficitu kod divljeg tipa, ali pošto u PRD ima mnogo više bočnih korenova, može se pretpostaviti da je hidraulična provodljivost korena kod PRD biljaka veća.

Kod *flacca*, u našem ogledu je manje izražena pojava opadanja sadržaja vode u nezalivanoj strani korenovog sistema, pa su tako prosečne vrednosti vode u nezalivanoj strani u poređenju sa divljim tipom više i iznose 17,9%, dok minimalne vrednosti u nezalivanoj strani iznose 10%. Kod genotipa *flacca* je, u odnosu na divlji tip, zabeležena manja razlika u sadržaju vode u zalivanoj strani PRD tretmana (26,3%) u odnosu na vrednosti sadržaja vode u FI (34,5%). Iako nisu vršena merenja razvoja korena u ovom ogledu, može se pretpostaviti da je to u vezi sa slabije razvijenim korenom kod ABA mutanata. Ispitivanja drugih autora sa istim genotipovima i u sličnim eksperimentalnim sistemima su pokazala da se kod *flacca* efekat PRD tretmana ispoljio u intenzivnijem rastu (povećanoj dužini), ali ne i u povećanju suve i sveže mase korena (Rančić, 2011; Milosavljević, 2012; Prokić i Stikić, 2011). Slične podatke za smanjenje suve mase korena kod *flacca* mutanta u poređenju sa divljim tipom dobili su i Bradford (1983) i Jones i sar. (1987). Poznato je da *flacca* mutant proizvodi više etilena od divljeg tipa (Tal i sar., 1979), pa se smatra da ovo povećanje etilena, u odnosu na smanjenu koncentraciju ABA u korenu, inhibira rast korena (Sharp i sar., 2002, Chen i sar., 2003). Suprotno tome, Sharp i sar. (2000), su ukazali da se manji rast korena *flacca* samo delimično može pripisati etilenu, s obzirom na to da tretman *flacca* biljaka inhibitorima etilena rezultuje samo delimičnim poboljšanjem rasta korena.

6.2. Razviće i anatomska analiza ploda sorte Ailsa Craig (divljeg tipa) u optimalnim uslovima

Prečnik plodova divljeg tipa u FI tretmanu intenzivno raste od trećeg dana i dostiže maksimalnu vrednost između 40 i 50 dana. Prosečan prečnik zrelog ploda iznosi $48,3 \pm 1,8$ mm, a sveža masa zrelog ploda iznosi $53,9 \pm 7,6$ g, što ovaj plod prema Cheniclet i sar. (2005) svrstava u grupu plodova srednje veličine. Kod divljeg tipa u FI tretmanu, plodovi najbrže rastu od 3. do 33. dana, a maksimalna brzina od 1,7 mm/danu je zabeležena 15. dana. Posle dostizanja maksimalnih vrednosti brzina rastenja opada i dostiže vrednosti bliske nuli, tako da plodovi dostižu svoju konačnu veličinu.

Masa perikarpa zrelog ploda u FI tretmanu iznosi 32,3 g, a perikarp čini 64% ukupne mase ploda. Masa placente sa semenima u FI intenzivno raste nakon 12 daa i kod zrelog ploda iznosi $20,9 \pm 2,2$ g što predstavlja 36% ukupne mase zrelog ploda. Placenta sa semenima se formira nakon cvetanja kao rezultat intenzivnih aktivnosti deoba kolumele od 4 daa (Coombe, 1976, Lemaire-Chamley i sar., 2005), a potpuno ispunjava lokularne šupljine od 20 daa. Kod ploda starog 35 daa lokularno tkivo je, posle perikarpa, drugo tkivo po zastupljenosti u poređenju sa ukupnom svežom masom ploda, i predstavlja oko 23% mase svežeg ploda (Mounet i sar., 2009). Značajan rast mase placente sa semenima zabeležen u ovoj studiji tokom faze rasta, a pogotovu tokom faze zrenja, se verovatno može objasniti time što u ovom periodu dolazi do razgradnje unutrašnjih i centralnih slojeva karpelnih pregrada (Giovannoni, 2004), odnosno placentarno tkivo postaje mekše kao posledica enzimske degradacije ćelijskih zidova. Naša ispitivanja nisu obuhvatila hormonalnu kontrolu rastenja i razvića plodova ali rezultati Kojima i sar. (1993) su ukazali na to da se koncentracija ABA u pojedinim delovima ploda divljeg tipa menja, nezavisno jedna od druge, što može da ukaže na specifičnu ulogu ABA u razvoju reproduktivnih organa paradajza (Zeevaart i Creelman, 1988). Velika koncentracija ABA je pronađena u perikarpu, kolumeli i lokularnim šupljinama još u ranim fazama razvoja (19 daa do 30 daa) (Sjut i Bangerth, 1982/83), mada su Kojima i sar. (1993) ukazali da se u lokularnim šupljinama zadržava mala koncentracija ABA sve do 50 daa, gde verovatno utiče na rast ćelija tokom tog perioda kao i usmeravanje asimilata. Zadržavanje ABA u lokularnim šupljinama tokom tog perioda mogao bi na osnovu ovih podataka da objasni kasni rast mase placente sa

semenima zabeležen u našoj studiji. Međutim, uloga hormona još uvek nije u potpunosti jasna i postoji dosta kontradiktornih podataka. Najnoviji rezultati ispitivanja uloge hormona u toku formiranja, rasta i sazrevanja plodova kao i genske regulacije njihove sinteze i akumulacije, ukazuju da su auksini, giberelini, citokinini primarni regulatori formiranja plodova, da auksini i citokinini regulišu rast a ABA i etilen sazrevanje plodova (Kumar i sar., 2014).

Vrednosti merenih morfoloških parametara rasta ploda divljeg tipa u ovoj studiji ukazuju da se u plodu paradajza deoba ćelija u velikoj meri prekida u periodu od 10-20 daa, kada plodovi imaju samo 10% od svoje konačne mase. Nakon ove faze počinje faza ubrzanog rasta ploda, koja se ogleda značajnim povećanjem veličine ploda, mase placente i mase perikarpa i koja prema ovoj studiji traje do 42 daa, nakon čega sledi faza zrenja u kojoj se aktivira niz metaboličkih procesa koji rezultiraju obrazovanjem zrelih plodova (Gillaspy i sar., 1993). Iako je ova klasična podela faza razvoja ploda uopštena, poznato je da su deobe ćelija (Joubès i sar., 1999) i rast ćelija (Cheniclet i sar., 2005) prostorno i vremenski različito organizovani u tkivima ploda. Varga i Bruinsma (1986), Bohner i Bangerth (1988 a,b) i Chevalier (2007) su u svojim studijama ukazivali i na sporiji, ali merljivi, rast plodova koji se dešava i u toku procesa deobe ćelija, ukazujući na to da trajanje procesa deoba, a prvenstveno rasta ćelija mogu biti ključni faktori u kontroli konačne veličine ploda paradajza (Atta-Aly i sar., 1999). Ovi autori u svojim prethodnim istraživanjima (Atta-Aly, 1988) ukazuju na značaj etilena u ranijim fazama razvoja ploda, s obzirom na to da se ovaj biljni hormon sintetise tokom ranog razvoja u plodu. Povećanje koncentracije etilena u ranim fazama razvoja ploda zabeleženo je kod paradajza (Atta-Aly, 1988), breskve (Looney i sar. 1974), jabuke i trešnje (Blanpied, 1972). Smatra se da kod paradajza rani razvoj prati rast koncentracije etilena, nakon koga sledi postepeni pad koncentracije do postizanja stabilne niske koncentracije do blizu faze zrenja, kada nastupa novi rast koncentracije etilena (Gillaspy i sar., 1993). Poznato je da etilen redukuje razvoj ksilema i transport auksina u vegetativne organe (Beyer i Morgan, 1971). U eksperimentima na biljkama koje imaju smanjenu sposobnost sinteze etilena, došlo se do zaključka da je povećana sinteza etilena glavni uzrok redukcije rasta biljaka divljeg tipa paradajza (Hussain i sar., 2000), dok primena ABA redukuje koncentraciju etilena i dovodi do rasta biljaka paradajza (Hussain i sar., 2000). Međutim, poznato je da rast koncentracije etilena

indukuje deobu ćelija krtole krompira (Ilker i sar., 1977) a inhibira je u plodu smokve (Maxie i Crane, 1968). Atta-Aly i sar. (1999) su potpuno suprotan rezultat dobili primenom inhibitora etilena, AOA (aminooxyacetic acid) čijim tretmanom se skraćuje period deobe ćelija a produžava prelazni period ka rastu ćelija kod ploda paradajza. Dobijeni suprotni rezultati na plodovima paradajza i smokve se mogu objasniti njihovim odgovorom na male koncentracije etilena, jer rast broja ćelija mezokarpa paradajza sa primenom produkta etilena, etrela (2-chloro-ethanephosphonic acid) ukazuje da etilen izaziva deobu ćelija i dugo zadržava deobu ćelija, odlažući početak rasta ćelija, dok prelazni period ka rastu ploda prati smanjenje koncentracije etilena (Atta-Aly i sar., 1999). S obzirom na to da koncentracija etilena raste u kasnim fazama razvoja ploda, tokom zrenja ploda, nije ni čudo što se u to vreme u našem eksperimentu dešavaju dodatne deobe ćelija koje produženo traju (Atta-Aly i sar., 1999), a doprinose rastu ukupne veličine perikarpa. Sve prethodno pomenuto moglo bi da ukaže da etilen produžava fazu ranog formiranja ploda povećavajući ukupnu veličinu ploda i svežu masu. Međutim, oko uloge etilena ima dosta kontraverzi. Najnovija ispitivanja Leng i sar. (2014) ukazuju da do porasta koncentracije etilena u plodovima paradajza dolazi u fazi sazrevanja i uporedo sa opadanjem koncentracije ABA.

Suva masa zrelog ploda u FI tretmanu iznosi prosečno $2,8 \pm 0,5$ g, a intenzivno se povećava od 12 daa kada je $0,1 \pm 0,02$ g. Najveći procenat suve mase u ukupnoj masi ploda je 7,5%, zabeležen 10. daa, dok se u fazi zrenja smanjuje i iznosi 4,1%. Na slično su ukazivali i Gillaspay i sar. (1993), da se kod paradajza najveća količina suve mase akumulira od 10 do 40 daa u zavisnosti od genotipa paradajza, što se poklapa sa periodom u kome koncentracija ABA dostiže svoj maksimum prema ranijim istraživanjima (Ho i sar., 1987), a već je poznato da ABA ima ulogu u transportu i distribuciji asimilata ka različitim tkivima ploda (Kojima i sar., 2005).

Velika akumulacija suve mase u periodu oko 20 daa kod pojedinih genotipova paradajza u našim istraživanjima ukazuje na maksimalnu akumulaciju skroba, kada prema rezultatima Ho i sar. (1983) skrob čini 20% ukupne suve mase ploda. Takođe, Wang i sar. (1993) ukazuju da je metabolizam saharoze od velikog značaja za rast ploda, verovatno preko uloge da reguliše transport ugljenih hidrata u plod, koji dalje diktira rast ploda. Ista studija ukazuje na postojanje pozitivne korelacije između saharoze, brzine rasta ploda i skroba u perikarpu i nakon 20 daa.

U našim ispitivanjima akumulacija suve mase ploda se povećava ka fazi sazrevanja ploda, verovatno i kao razlog velike elastičnosti ćelijskih zidova tokom faze rasta ćelija koja je prema Liu i sar. (2007) neophodna da bi se u ćeliju unosila voda u većem stepenu nego suva masa. Slično je zabeleženo i kod plodova breskve, manga, dok je kod kivija u kasnijim fazama razvoja plodova manja akumulacija vode u poređenju sa akumulacijom suve mase (Hall i sar., 2013).

U skorijim istraživanjima (Gould i sar., 2013) plodova kivija je ustanovljeno da se turgor u ćelijama sa sazrevanjem ploda smanjuje, slično kao i u drugim sočnim plodovima (paradajz, Shackel i sar., 1991; Matthews i Shackel, 2005; vinova loza, Thomas i sar., 2008). Manji turgor u ćelijama ploda kivija u kasnim fazama razvoja može biti u vezi sa rastom koncentracije rastvorenih supstanci u apoplastu (Matthews i Shackel, 2005, Thomas i sar., 2006, Wada i sar., 2009) koje se dopremaju tokom floemskog transporta (Lang, 1983), dok se voda transportuje u ćelije ploda. iako je poznato da se transport asimilata vrši preko sitastih cevi floema sa manjim stepenom pojave apoplastičnog transporta kojim se asimilati akumuliraju u parenhimu floema (Coombe, 1992, Zhang i sar., 2006). To verovatno doprinosi ograničenju direktnog transporta kroz floem (Thomas i sar., 2008).

S obzirom na to da je, sa anatomske tačke gledišta, konačna veličina ploda rezultat zbira rasta različitih tipova tkiva od kojih je plod sačinjen (Coombe, 1976), merenje parametara koji ukazuju na veličinu ćelija i tkiva je neophodno za razumevanja razvoja ploda. Veličina ćelija perikarpa se najčešće u literaturi opisuje na osnovu prečnika i površine ćelija merenih sa anatomskih preseka, međutim naša studija plodova paradajza je pored korišćenja anatomskih preseka perikarpa obuhvatila i merenje parametara veličine ćelija korišćenjem još jedne metode - maceracije perikarpa u rastvoru enzima pektinaze.

Kod divljeg tipa u FI tretmanu maksimalni rast ploda je zabeležen od 14-20 daa, a rezultat je rasta svih merenih parametara koji ukazuju na veličinu ćelija perikarpa (tj. površina, obim, zapremina i prečnik ćelija). Rast površine ćelija perikarpa tokom faze deobe ćelija podrazumeva period od 3 do 20 daa, gde se prosečna površina ćelija perikarpa povećava od 228 μm^2 na 35.000 μm^2 . Rezultati ove studije ukazuju da ćelije dostižu 22–31% konačne površine tokom faze deobe ćelija, a 69–78% tokom faze rasta ćelija. Merenja površine ćelija perikarpa (rezultati dobijeni maceracijom pomoću

pektinaze i sa anatomskih preseka) kod divljeg tipa u FI tretmanu su pokazala da se površina ćelija ukupno uveća 390 puta i kod zrelog ploda iznosi $90048,9 \mu\text{m}^2$. Vrednosti konačne veličine ćelija su pokazale veliki stepen heterogenosti, najmanje ćelije imaju površinu od $14325 \mu\text{m}^2$ a najveće $355334 \mu\text{m}^2$. Nešto manje vrednosti za površinu ćelija zabeležene su merenjem sa anatomskih preseka, sa ukupnim rastom za 240 puta, tako da prosečna površina ćelija zrelog ploda iznosi $46695,4 \mu\text{m}^2$, pri čemu najmanje ćelije imaju površinu $1073,9$ a najveće do $252799 \mu\text{m}^2$. Sličan trend rasta zabeležen je i za parametre obima i prečnika ćelija od 5 do 55 daa, a najintenzivniji rast zabeležen je od 12 do 20 daa, kada se obim i prečnik ćelija uvećaju za oko 20 puta. Konačne vrednosti obima i prečnika ćelija divljeg tipa u FI tretmanu dobijene maceracijom perikarpa iznose 1070 ± 26 (od $478 \mu\text{m}$ do $2000 \mu\text{m}$) i $385 \pm 9 \mu\text{m}$ (od 158 do $819 \mu\text{m}$) a slični su vrednostima obima ($1083 \pm 18 \mu\text{m}$) i prečnika ($311 \pm 5 \mu\text{m}$) dobijenim sa anatomskih preseka. Mounet i sar. (2009) su ukazali da se prosečna veličina ćelija perikarpa kod genotipa Ailsa Craig udvostruči u periodu od 12 do 20 daa i utrostruči od 20 do 35 daa, a rezultati Lemaire-Chamley i sar. (2005) da su vrednosti prečnika ćelija mezokarpa nešto manje od $500 \mu\text{m}$ kod ploda Ferum kultivara starog 25 daa. Plod Ferum kultivara kao i kod divljeg tipa pripada plodovima srednje veličine, iako je prosečan prečnik ćelija perikarpa starog 25 daa kod divljeg tipa iznosi skoro duplo manji, oko $250 \mu\text{m}$. Sličan rast prosečne veličine ćelija mezokarpa kao i u ovoj studiji dobili su i Mounet i sar. (2009). Oni su ukazali na to da plod skoro duplo raste tokom faze rasta ćelija i 1,5 puta u kasnoj fazi rasta ploda. Na kasniji rast mezokarpa su ukazivala merenja mase u našoj studiji pred samo zrenje ploda. Prema našoj studiji ćelije placente ostaju do faze zrenja ploda manje i slične veličine u poređenju sa ćelijama perikarpa, koje su u većem periodu razvoja predstavljene heterogenom masom ćelija velikih raspona u veličini. Slični rezultati su dobijeni i u studiji Mounet i sar. (2009) kod ploda paradajza starog 35 daa.

Kod divljeg tipa u FI tretmanu, debljina perikarpa i mezokarpa se značajno povećava od 12 do 55 daa, tako da kod zrelog ploda debljina perikarpa iznosi $5533,2 \pm 162,4 \mu\text{m}$, a mezokarpa $5467,2 \pm 184,5 \mu\text{m}$. Najveći deo perikarpa kod ploda paradajza sačinjen je od krupnih, tankozidnih parenhimskih ćelija, koje predstavljaju glavno tkivo ploda za skladištenje asimilata, kao i od u njega uronjenih provodnih snopića. Mounet i sar. (2009) su ukazali da raspored većine metabolita u mezokarpu i lokularnom tkivu

pokazuje razlike tokom razvoja ploda a njihova distribucija verovatno zavisi i od veličine ćelija tkiva mezokarpa i lokularnog tkiva. Ista sudija ukazuje na prisustvo organskih kiselina (npr. jabučna i fumarna kiselina), amino kiselina (glutamin i asparagin) i rastvorenih šećera (saharoza) u lokularnom tkivu na kraju faze rasta ćelija. Sa druge strane u mezokarpu su zabeležene heksoze (fruktoza i glukoza) i skrob. Raspored pomenutih organskih kiselina, šećera i amino kiselina u različitim tkivima ploda, kao i odnos veličine mezokarpa i lokularnog tkiva na kraju faze rasta ćelija u mnogome utiče na ukus ploda paradajza (Mounet i sar., 2009).

Prema Baxter i sar. (2005) ćelije mezokarpa predstavljaju ciljne odrednice ploda za skladištenje asimilata, pa su s tim u vezi predstavljene krupnim ćelijama koje najviše doprinose veličini perikarpa. Merenja debljine perikarpa u FI tretmanu divljeg tipa u našoj studiji su potvrdila rezultate dobijene u studijama Cheniclet i sar. (2005) i Nitsch i sar. (2012), koji su zabeležili da je debljina perikarpa divljeg tipa u fazi neposredno nakon otvaranja cveta 0,1 mm, a u fazi zrenja ploda oko 5,0 mm. Debljina perikarpa divljeg tipa, od faze potpuno otvorenog cveta do zrelog ploda, povećava se u našoj studiji 69,4 puta (od 80 do 5553 μm). Do sličnih rezultata su došli i Cheniclet i sar. (2005) opisujući da opseg rasta perikarpa varira od 10 puta kod sitnih plodova (čeri linije Wva106) do više od 50 puta kod nešto krupnijih plodova (npr. linije Ferum 26). Cheniclet i sar. (2005) smatraju da se ove razlike između genotipova javljaju zbog razlika u novoformiranim slojevima perikarpa. Formiranje novih slojeva perikarpa nakon cvetanja varira kod većine posmatranih genotipova (Cheniclet i sar., 2005). U ovoj studiji iznosi od 9 do 12, a novonastali slojevi potiču uglavnom od spoljašnjeg subepidermalnog sloja (E2) i u manjoj meri od unutrašnjeg (I2).

U našoj studiji rast perikarpa je uočen još tokom ranog razvoja ploda. Cheniclet i sar. (2005) smatraju da rast debljine perikarpa kod određenih genotipova paradajza postaje vidljiv već 4 daa. Taj rani rast perikarpa se pre svega dešava zbog deobe ćelija i posledičnog malog ukupnog rasta ćelija, najverovatnije zahvaljujući rastu koncentracije auksina u plodu paradajza u to vreme (Bohner i Bangerth 1988, Catala i sar., 2000). Na značaj auksina ukazuju i ispitivanja kod *diageotropica*, auksin-deficitarnog mutanta paradajza kod koga odsustvuje normalni rast reproduktivnih organa tokom razvoja i koji se ispoljava preko značajno manje veličine ploda, mase ploda i broja lokula (Balbi i Lomax, 2003), a verovatno usled manje veličine ćelija ploda.

Najintenzivniji rast perikarpa u našoj studiji je tokom perioda od 8 do 40 daa, kada konačna debljina perikarpa dostiže vrednost od oko 3800 μm . Ovaj rast perikarpa mogao bi da se objasni rezultatima Wang i sar. (1993) koji su utvrdili značajan stepen korelacije između brzine rasta ploda, sinteze saharoze i koncentracije skroba. Nakon perioda mirovanja u rastu perikarpa, u našoj studiji je zabeležen još jedan, sekundarni rast debljine perikarpa za 1,5 puta koji se dešava na prelazu iz zelenog u fazu zrelog ploda, pri čemu se debljina perikarpa povećava sa 3800 na 5533 μm , iako u to vreme nije zabeležena promena prečnika ploda. Ovaj rezultat ukazuje na to da rast može biti u vezi sa deobama ćelija koje se u to vreme još uvek dešavaju u spoljašnjem mezokarpu, kao i zbog promena u rastegljivosti ćelijskog zida novonastalih ćelija kao što su pokazali rezultati Giovannoni (2004). Na pojavu postojanja dva perioda rasta ćelija perikarpa tokom razvoja ploda ukazivali su i Cheniclet i sar. (2005) na primeru varijeteta paradajza Wva 106. Ta studija je ukazala da prvi period rasta podrazumeva period od cvetanja do faze zelenog ploda starog oko 40 daa, i još jedan nagli rast ćelija koji doprinosi tome da su ćelije zrelih plodova skoro dva puta veće u odnosu na postignutu vrednost veličine ćelija zelenih plodova slične veličine. U našim ispitivanjima rast ćelija perikarpa divljeg tipa je sličan kao i u studiji Cheniclet i sar. (2005), ali ne i genotipa *flacca*, pa smatramo da pojava sekundarnog rasta perikarpa zavisi od genotipa paradajza.

Ukoliko posmatramo rast ćelija perikarpa kod divljeg tipa u završnim fazama razvoja ploda uočavamo da vrednosti površine ćelija od 39 do 55 daa rastu za 1,5 puta (vrednosti površine ćelija od 30927 do 46695 μm^2). Razvoj pojedinačnih slojeva perikarpa, jasno ukazuje da postoji značajan rast ćelija od 39 do 55 daa unutar slojeva koji potiču od sloja E2 (ali samo onih slojeva koji su se ranije formirali u toku razvoja ploda tj. slojevi od E2a do E2e), E3 i E4. Izmerene vrednosti površina ćelija koje čine te slojeve ukazuju da oni najviše doprinose ukupnoj veličini i rastu perikarpa. Postoje slojevi koji u tom periodu pokazuju stagnaciju ili smanjenje u rastu i oni pripadaju unutrašnjem perikarpu i samoj površini spoljašnjeg perikarpa. Slojevi koji pripadaju unutrašnjem perikarpu i potiču od sloja I2 (I2 a,b, c, d, e), kao i slojevi I3 i E4, su do 39 daa završili sa rastom pa zbog toga ne doprinose dodatnom rastu perikarpa. Slojevi spoljašnjeg perikarpa koji najmanje doprinose sekundarnom rastu perikarpa su slojevi od E2f do E2j. Ova pojava može da se objasni smanjenjem ćelijskog turgora perikarpa

na početku zrenja (Shackel i sar., 1991), a može se povezati i sa promenama elastičnosti ćelijskog zida pri početku zrenja (Giovannoni, 2004). Krasnow i sar. (2008) ovu pojavu objašnjavaju time da ćelije mogu da izgube vitalnost u pojedinim regionima ploda, kao što je utvrđeno kod vinove loze, i da taj gubitak integriteta membrane dovodi do gubitka čvrstine i turgora. To se smatra normalnom pojavom u rastu ploda pred samo zrenje (Wada i sar., 2009). Još od ranije (Cosgrove, 1993) je poznato da je rast tkiva regulisan interakcijom pritiska na ćelijske zidove ćelija tog tkiva i mehaničkih osobina ćelijskog zida, što ukazuje na ulogu epidermisa i subepidermalnog tkiva u kontroli rasta ploda paradajza (Thompson i sar., 1998). Rast ćelija u ostatku perikarpa je verovatno regulisan hemijskim signalima, s obzirom na to da se auksini, giberelini i ABA (Srivastava i Handa, 2005) smatraju odgovornim za menjanje rastegljivosti ćelijskog zida i osmotskog potencijala ćelije (Varga i Bruinsma, 1986). Ovim tvrdnjama doprinose podaci da se najveće koncentracije, posebno auksina (Gillaspy i sar., 1993), pojavljuju tokom faze deobe ćelija i maksimalnog rasta ploda. Auksini su od primarnog značaja za nastanak i rast placente, što je u skladu sa podatkom da se auksini formiraju u semenu i/ili u okolnom tkivu ploda i da delujući na deobu i rasteenje ćelija pokreću i ubrzavaju rasteenje ćelija (Gillaspy i sar., 1993). Analiza auksina, giberelina i citokinina na stimulaciju rasta ćelija je već opisana tokom razvoja ploda graška (Ozga i sar., 2003) i paradajza (Rebers i sar., 1999).

Ispod spoljašnjeg epidermisa perikarpa (E1) se nalazi subepidermalni kolenhim, u početku predstavljen jednim slojem ćelija (E2), ali se taj broj uvećava tokom razvoja ploda na šta su ukazivali Bargel i Neinhuis (2005), dostižući maksimum u periodu od 10. do 20. daa. Prema Lemaire-Chamley i sar. (2005) deobe ćelija u egzokarpu se dešavaju kod određenih linija paradajza do 12 daa i kasnije, doprinoseći formiranju novih slojeva. Broj slojeva kolenhima zavisi i od vrste paradajza (Cheniclet i sar., 2005; Guillon i sar., 2008). Dobijeni rezultati debljine egzokarpa u FI kod divljeg tipa u ovoj studiji ukazuju na značajni rast egzokarpa do 20 daa, a vrednost kod zrelih plodova je $31,5 \pm 2,1 \mu\text{m}$.

Endokarp je treća po redu celina koji čini perikarp i teško ga je posmatrati kao odvojenu celinu, s obzirom na to da je prema Roth (1977) kod paradajza kao i kod većine cvetnica građen od jednog sloja (I1). Debljina endokarpa u FI kod divljeg tipa raste do 20 daa, nakon čega vrednosti ostaju konstantne do zrenja. Ukupno poraste za

oko 5 puta, a konačne vrednosti iznose $52 \pm 2,14 \mu\text{m}$. Prema ovoj studiji kod divljeg tipa u FI tretmanu, konačan broj slojeva perikarpa se formira oko 40 daa i kod zrelog ploda iznosi 23, od čega četiri sloja čine egzokarp a 18 čine mezokarp. Na razlike koje postoje u broju ćelija koje grade perikarp čak i u plodovima slične konačne veličine ukazali su Lemaire-Chamley i sar. (2005), pa tako na primer kultivar Ferum u fazi od 25 daa formira i do 30 slojeva perikarpa, a slične je konačne veličine kao i divlji tip.

Kod divljeg tipa u FI tretmanu zid perikarpa ploda starog 3 daa je građen od oko 7-9 slojeva parenhimskih ćelija sličnog oblika i veličine i provodnih snopića, slično kao što navode i Cheniclet i sar. (2005). S obzirom na to da se plod paradajza smatra populacijom ćelija grupisanih u klase koje se razlikuju po vremenu kada su nastale i masi (Fanwoua i sar., 2013), u našoj studiji smo se bavili rasčlanjivanjem perikarpa po slojevima na osnovu položaja u odnosu na provodne snopiće. Naša istraživanja su pokazala da je u fazi razvoja ploda od 3 daa formirano sedam inicijalnih slojeva, od čega četiri predstavljaju spoljašnji deo perikarpa koji je po poziciji iznad provodnih snopića: E1 (spoljašnji epidermis), E2 (subepidermis), E3 i E4, a tri predstavljaju unutrašnji deo perikarpa: I1 (unutrašnji epidermis ili endokarp), I2 (unutrašnji subepidermis ili sloj iznad endokarpa) i sloj I3. Prema našim rezultatima broj slojeva ćelija perikarpa u periodu od 3 do 6 daa iznosi 8-10 slojeva, dok je kod oko 20 genotipova koje su proučavali Mounet i sar. (2005) taj broj veći, iznosi od 11,3 do 20,6 slojeva ćelija i ostaje konstantan od 6. daa. Do sličnih rezultata su došli i Cheniclet i sar. (2005). U ovoj studiji u FI period od 12. do 20. daa, podrazumeva period formiranja većine slojeva. Ti slojevi uglavnom potiču od spoljašnjeg subepidermalnog sloja i znatno manje od unutrašnjeg subepidermalnog sloja. Prema rezultatima naše studije 6. daa je vreme u razvoju perikarpa kada još nisu prestale deobe ćelija i kada još nije formiran konačan broj slojeva, a do sličnih rezultata su došli i Joubès i sar. (1999), Cong i sar. (2002). De Jong i sar. (2011) su u istraživanjima genotipa paradajza sorte Moneymaker, koji kao i divlji tip pripada kategoriji plodova srednje veličine, došli do zaključka da se ćelije koje potiču od sloja E2 u fazama nakon 6 daa i dalje dele, tj. u vreme kada je većina ćelija mezokarpa i endokarpa već ušla u fazu rasta.

U ovoj studiji, od 8. do 20. daa, formirani su novi slojevi ćelija uglavnom nastali periklinalnim ćelijskim deobama spoljašnjeg subepidermalnog sloja ukupno njih 10 kod divljeg tipa (E2 sukcesivno daje E2a, E2b, E2c do E2j) i u upola manjem obimu od

deoba unutrašnjeg subepidermalnog sloja, ukupno 5 slojeva (I2 sukcesivno daje I2a, I2b, I2c, I2d, I2e), koji su glavni izvori novih slojeva ćelija tokom rasta perikarpa. Prema Bourdon i sar. (2010), deobe kod sočnih plodova se dešavaju u raznorodnim tipovima ćelija u različitim ravnima, ali i u izolovanim slojevima perikarpa sa definisanim ravnima deobe omogućavajući rast plodova. Na prisustvo ovih tzv. histogenih deoba ćelija su ukazivali Considine i Knox (1981) i u plodovima vinove loze. One podrazumevaju periklinalne deobe ćelija u spoljašnjim subepidermalnim slojevima, koje jedino mogu da dovedu do povećanja broja slojeva. Osim histogenih deoba ćelija, u perikarpu se nakon 20 daa dešavaju i nasumice orijentisane deobe ćelija (Cheniclet i sar., 2005). Prisutne su u većini slojeva perikarpa i prate razvoj perikarpa i ploda. U studijama Joubès i sar. (1999), Cong i sar. (2002) i Cheniclet i sar. (2005) ih smatraju deobama ćelija koje doprinose ukupnom rastu perikarpa i ploda (Considine i Knox, 1981). To je slučaj i u našoj studiji, gde se u jednoslojnom epidermisu (E1) i endokarpu (I1) dešavaju antikline deobe koje omogućavaju rast ploda povećanjem broja ćelija, dok se u subepidermalnom sloju (E2) i sloju iznad (I2) dešavaju nekoliko puta periklinalne deobe ćelija koje doprinose povećanju broja slojeva ćelija u perikarpu. Oba tipa deoba doprinose ukupnom rastu veličine perikarpa i ploda.

Na osnovu analize perikarpa divljeg tipa u FI tretmanu, broj ćelija perikarpa intenzivno raste do 20 daa, a konačan broj ćelija perikarpa iznosi $2,17 \pm 0,12 \times 10^6$. Zapremina ovih ćelija raste od 12 daa i ukupno se uveća za 255 puta, iznosi $16,3 \pm 1,1$ nL u fazi ploda koji je blizu zrenja. Ovi rezultati se slažu sa vrednostima zapremine ćelija perikarpa koje su opisali Cheniclet i sar. (2005), kao i manjim brojem dostupnih podataka za perikarp paradajza (Bohner i Bangerth, 1988), jabuke i dinje (Coombe, 1976; Gray i sar., 1999; Higashi i sar., 1999; Harada i sar., 2005). Prethodne studije na paradajzu ukazuju da su prosečne vrednosti zapremine ćelija perikarpa u fazi zrelog ploda u rasponu od 1 do 14 nL, kao i da vrednosti zapremine ćelija perikarpa tokom faze rasta akumuliraju vodu i asimilate pa mogu kod pojedinih genotipova da se uvećaju za oko 10000 puta (Cheniclet i sar., 2005). Naši rezultati ukazuju da divlji tip u FI tretmanu pripada kategoriji plodova sa manjim brojem ćelija, jer se vrednosti za broj ćelija kod paradajza kreću u rasponu od 4×10^6 do 15×10^6 (Bertin, 2005). U ovoj studiji broj ćelija perikarpa starosti 3 daa iznosi oko 17% konačnog broja ćelija perikarpa, a od 8 do 20 daa ustanovljen je značajan rast broja ćelija, kada i dostiže

konačan broj koji se zadržava tokom faze rasta i zrenja ploda. Ovaj podatak je značajan s obzirom na to da se aktivne ćelijske deobe dešavaju i u plodniku mladog cveta i pre faze punog cvetanja (Gillaspy i sar., 1993). Sličan period trajanja deoba ćelija perikarpa kao u ovoj sudiji, od 10 daa do 20 daa, dobili su i Bertin i sar. (2007) na kultivarima paradajza Levovil i Cervil. Kod ploda paradajza značajne razlike u broju ćelija perikarpa počinju da se dešavaju već od 3 daa, međutim taj podatak je varijabilan u ostalim studijama i zavisi od varijeteta paradajza (Bertin i sar., 2003).

Postoji veliki broj primera da se proliferativna aktivnost ćelija smanjuje u tkivu koje raste, npr. kod listova suncokreta, duvana i graška (Granier i sar., 2000, Bertin i sar., 2003). Broj ćelija u listu eksponencijalno raste tokom ranog razvoja, ali nakon toga postaje konstantan jer se broj ćelija koje su u proliferaciji tokom vremena smanjuje ka završetku perioda deobe ćelija. Slična dinamika deobe je zabeležena i kod ploda paradajza (Bertin i sar., 2003), podržavajući teoriju o sigmoidnom rastu ćelija ploda paradajza. Kada je u pitanju vreme formiranja konačnog broja ćelija perikarpa u literaturi postoje različiti podaci. Kao i u ovoj studiji, i rezultati dobijeni u drugim istraživanjima kako na plodu paradajza (Bertin i sar., 2002, 2009) tako i na plodovima drugih vrsta kao što je npr. plod jagode (Cheng i sar., 1992), breskve (Scorza et al., 1991), kajsije (Harris i sar., 1968), jabuke (Goffinet i sar., 1995), trešnje (Olmstead i sar., 2007) i kruške (Zhang i sar., 2006) ukazuju na to da broj ćelija koji se formira tokom faze deobe ćelija predstavlja 80-97% konačnog broja ćelija perikarpa. Kod plodova borovnice (Cano-Medrano i Darnel, 1997) i kod ploda krastavca (Marcelis i Hofman-Eijer, 1993), međutim, oko 70% ukupnog broja ćelija perikarpa se formira pre faze cvetanja. Veliki broj studija izvedenih na različitim vrstama plodova kao što su koštunica kod breskve (Scorza i sar., 1991; Yamaguchi i sar., 2002), japanske kajsije (Yamaguchi i sar., 2004) i trešnje (Olmstead i sar., 2007), jabuke (Harada i sar., 2005), japanske kruške (Zhang i sar., 2006) i bobica kod borovnice (Johnson i sar., 2011) i paradajza (Bertin i sar., 2003) ukazuju na to da konačnu veličinu ploda primarno određuje broj ćelija perikarpa. Zbog toga se smatra da je mehanizam koji reguliše deobu ćelija, odnosno kojim se određuje konačan broj ćelija, ključan u regulisanju konačne veličine ploda. Zapravo, QTL analize veličine ploda paradajza su pokazale da su većina QTL koji determinišu veličinu ploda u vezi sa procesima vezanim za formiranje ćelija ploda (Bertin i sar., 2009). Lociran je gen *Fw2.2* koji reguliše veličinu ploda paradajza

tako što utiče na formiranje ćelija antiklinalnim ili nasumično orijentisanim deobama ćelija (Cong i sar., 2002; Frary i sar., 2000), dok još uvek nema podataka o regulaciji periklinalnih deoba u perikarpu.

Kod paradajza, razlike u veličini plodova koji su na istoj cvetnoj grani pripisuju se razlikama u broju ćelija (Bünger-Kibler i Bangerth, 1983; Bohner i Bangerth, 1988; Ho, 1996). Bertin i sar. (2003) smatraju da se broj ćelija u fazi punog cvetanja smanjuje od 1. do 5. ploda po poziciji na istoj cvetnoj grani i da je taj broj najveći kod ploda koji se prvi formira. Ovo se objašnjava time da su plodovi sa jedne cvetne grane postali od pojedinačnih meristemskih ćelija, tako da ćelije vršnog ploda imaju duže trajanje razvoja, manji stepen kompeticije za asimilate, a pretrpele su i veći broj ćelijskih deoba. S obzirom na to da broj ćelija spoljašnjeg sloja vršnog meristema stabla utiče na veličinu začetka cveta ili cvasti paradajza (Gillaspy i sar. 1993), rast potencijalne veličine ploda svake naredne cvetne grane verovatno i zavisi od preostalog broja ćelija vršnog meristema. Slično tome Fanwoua i sar. (2013) smatraju da je konačna masa perikarpa pod uticajem parametara koji su uključeni u dinamiku deobe ćelija, tako npr. bilo kakav negativni uticaj na trajanje procesa deobe ćelija utiče na redukciju konačne mase ploda. Kod dinje, Higashi i sar. (1999) su uočili da su razlike u konačnom broju ćelija i veličini perikarpa i ploda između manjih i većih plodova rezultat različitog perioda trajanja deoba ćelija i formiranog broja ćelija. Slični rezultati su dobijeni kod kruške (Zhang i sar. 2006), breskve (Yamaguchi i sar. 2002) i paradajza (Bertin i sar. 2003).

Dostupnost fotoasimilata tokom perioda formiranja konačnog broja ćelija je značajno korelisana sa konačnom veličinom ploda (Fanwoua i sar., 2013). Sink aktivnost ploda se često definiše kao sposobnost ploda da privuče asimilate (Ho, 1992), odnosno, ceo plod se u ovom smislu može opisati brojem ćelija i njihovom snagom da privuku asimilate (Ho, 1992; Bertin i sar., 2003, Bertin, 2005, Genard i sar., 2007). U toku ranog razvoja ploda (pre i posle cvetanja) postoji jaka kompeticija za asimilate i između vegetativnih i reproduktivnih organa (Hayashi i Tanabe, 1991, Jackson, 2003), a smatra se da nedostatak jedinjenja ugljenika u početnim fazama razvoja ploda ograničava deobu ćelija, a time i konačnu veličinu ploda. Kod drvenastih vrsta sa plodovima jesenji gubitak listova smanjuje rezerve asimilata i usporava rani rast u proleće, pa je tako snabdevanje ugljenim hidratima iz rezervi u bliskoj vezi sa ranim

razvojem plodova jabuke i kruške (Hayashi i Tanabe, 1991; Jackson, 2003). Aktivnost ploda tokom razvoja podrazumeva fiziološke procese odgovorne za unos asimilata (Ho, 1992, Gillaspay i sar., 1993) a predstavljen je potencijalnim rastom ćelija. Ćelije ploda unose šećer u obliku saharoze, koja se u plodu enzimski razgrađuje na glukozu i saharozu ili se kratkotrajno čuva u obliku skroba (Ho, 1992) koji predstavlja preduslov za formiranje heksoza. Akumulacija heksoza u ćelijama ploda formira gradijent u osmotskom potencijalu dovodeći do povećanja unosa vode i šećera tokom faze rasta ploda (Doerner, 2008, Massot i sar., 2010). Rast ćelija ploda je takođe kontrolisan sintezom i razgradnjom ćelijskog zida (Prudent i sar., 2010).

Uprkos velikom broju gore pomenutih studija o značaju broja ćelija za veličinu ploda paradajza, samo je nekoliko studija ukazalo na značaj rasta ćelija na ukupni rast plodova paradajza (Coombe, 1976; Tanksley, 2004, Fanwoua i sar., 2012). Ove studije ukazuju da postoji visok stepen korelacije u veličini ćelija perikarpa tokom razvoja sa rastom mase ploda. Isti autori su ukazali da se rast ćelija u ostalim tkivima ploda, kao što su placenta i centralno postavljena kolumela dešava paralelno sa rastom ćelija perikarpa. Iako rast ćelija u placenti dugo traje, ove ćelije u poređenju sa ćelijama perikarpa ostaju manje ali u velikom stepenu doprinose konačnoj veličini ploda.

6.3. Razviće i anatomska analiza ploda sorte Ailsa Craig (divljeg tipa) u uslovima delimičnog sušenja korenova

Postoji veliki broj objavljenih podataka da se u uslovima povećanja raspoloživosti vode u supstratu povećava i konačna veličina ploda kao i optimalna raspodela asimilata, koji doprinose konačnoj veličini ploda (Fereses i sar., 2003, Naor i sar., 2008). Redukcija u snabdevanju vodom redukuje veličinu plodova ispoljavajući uticaj pre svega na proces rasta ćelija, više nego na proces deobe ćelija (Atkinson i sar., 1998). U većini PRD eksperimenata redukcija prinosa je bila nezatna (Kirda i sar., 2004, Poni i sar, 2007, Zegbe i sar., 2004, Mingo i sar., 2003), čak i u onim slučajevima kada je zalivanje bilo upola manje u odnosu na FI tretman (Loveys i sar., 2000, Gautier i sar., 2001, Kirda i sar., 2004, Dry, 2000). Rezultati studija Stikić i sar. (2003) i Marjanović i sar. (2012) sa divljim tipom u sličnim uslovima zalivanja kao i u našem ogledu, ukazuju na to da tokom dugotrajne primene PRD nema značajne razlike u veličini ploda u

poređenju sa FI. Slično je pokazano i na primeru vinove loze u uslovima stakleničkog gajenja (Stoll i sar., 2000, Antolín i sar., 2006, Loveys i sar., 2000) i na polju (Dry i sar., 2001; dos Santos i sar., 2007; Du i sar., 2008).

Kod divljeg tipa, u ovom eksperimentu, prečnik ploda intenzivno raste od 10. daa u PRD (što je 7 dana kasnije u odnosu na FI tretman), dostižući maksimalnu vrednost kasnije (između 50 i 60 daa) u odnosu na FI tretman. Tokom razvoja ploda, prečnik ploda je značajno manji u PRD od 10 do 39 daa, dok je kod zrelog ploda isti u PRD u poređenju sa FI tretmanom. Konačna sveža masa ploda je ista u FI i PRD (Slika 117). Iako je početak faze rasta ploda odložen za 5 dana u PRD u poređenju sa FI tretmanom, to se kasnije kompenzuje brzinom rasta ploda koja je za 14% veća u PRD u poređenju sa FI tretmanom. Krive rasta plodova u PRD tretmanu, u ovom eksperimentu, nam ukazuju na to da je na konačnu veličinu ploda uticala dužina faze eksponencijalnog rasta, koja je u FI tretmanu počela 7 dana ranije, kao i maksimalna brzina rasta koja je bila veća u PRD u poređenju sa FI tretmanom. Iako su plodovi u FI tretmanu duže vreme bili u fazi eksponencijalnog rasta, brzina rasta ploda je verovatno imala značajnu ulogu u formiranju konačne veličine ploda u PRD tretmanu. Rezultati ovog eksperimenta u PRD i DI tretmanima su u skladu sa studijom Gillaspay i sar. (1993), prema kojoj period pre 20 daa podrazumeva fazu deobe ćelija i formiranja konačnog broja ćelija, ali ne i konačne mase ploda, i taj period je neosetljiv na uticaj deficita zalivanja, kao što je u našem eksperimentu i potvrđeno odsustvom redukcije konačne veličine ploda. Ruiz-Sánchez i sar. (2010) su ukazali da umereni stres suše primenjen na ranijim fazama razvoja ploda nema efekta na konačnu veličinu ploda jabuke i vinove loze (Antolín i sar., 2006). Mada su u našoj studiji i deoba ćelija i rast ćelija u izvesnom stepenu bili usporeni pod uticajem PRD tretmana, oba procesa su se održavala skoro slično u odnosu na FI tretman, rezultujući istom konačnom veličinom ploda u PRD i FI tretmanu. To se može objasniti tvrdnjom Zhang i sar. (2005) koji smatraju da više dostupnih asimilata tokom dužeg trajanja faze eksponencijalnog rasta kod plodova mora dovesti do formiranja krupnijih plodova, ali da presudnu ulogu ima i kapacitet samog ploda da privuče asimilate. Kapacitet ploda zavisi od broja i veličine ćelija ploda, čije su vrednosti prema rezultatima naše studije, tokom najvećeg perioda razvoja slični u PRD i FI tretmanu. S obzirom na to da se zna da su procesi deobe ćelija i rasta ćelija osetljivi na nedostatak asimilata (Fanwoua i sar., 2013), možda je dostupnost asimilata u PRD

tretmanu tokom faze rasta doprinela smanjenju konačnog broja i ukupne veličine ćelija perikarpa, ali ne menjajući prosečnu zapreminu ćelija. Odsustvo redukcije broja ćelija tokom većeg perioda razvoja ploda, ali konačni manji broj ćelija u plodovima biljaka iz PRD u poređenju sa FI tretmanom u ovoj studiji se može objasniti rezultatima Fanwoua i sar. (2013), koji ukazuju na to da se broj ćelija perikarpa smanjuje u uslovima nedostatka asimilata tokom ranog razvoja ploda. Ova pojava bi se mogla objasniti time da su deobe ćelija koje se dešavaju pre faze potpuno otvorenog cveta jako bitan faktor koji određuje konačan broj ćelija (Bohner i Bangerth, 1988a; Bourdon i sar., 2010), pa je uticaj deficita navodnjavanja možda imao presudnu ulogu tokom tog perioda. Slično su ustanovili Baldet i sar. (2006), da nedostatak asimilata u periodu pre cvetanja smanjuje deobu ćelija a kasnije i konačan broj ćelija. Naša istraživanja broja ćelija u perikarpu nisu analizirala period pre 3 daa, tako da ne možemo da sa sigurnošću da uvrđimo prisustvo ranog uticaja vodnog deficita i nedostatka asimilata (Baldet i sar. 2006) ali je to jedno od mogućih objašnjenja naših rezultata manjeg broja ćelija perikarpa u uslovima vodnog deficita.

Jedno od objašnjenja odsustva efekta PRD na redukciju veličine ploda kod divljeg tipa je verovatno u stimulaciji rasta korena u PRD tretmanu, a poznato je da razvijeniji korenov sistem kod PRD biljaka može povećati usvajanje vode i mineralnih supstanci (Dry i sar., 2000, Kang i sar., 2002, Antolín i sar., 2006, dos Santos i sar., 2007). Kod paradajza (Dodd, 2005) i badema (Egea, 2008) je uočeno da se u uslovima u kojima je deo korena izložen sušenju, sintetišu signalni mehanizmi, pre svega ABA (Davies i Zhang, 1991). Iako u ovom eksperimentu nisu mereni hemijski signali, poznato je da PRD sistem dovodi do povećanja sinteze ABA i u listovima više nego u DI kao što je to ukazano u sudiji Milosavljević i sar. (2012) na istim genotipovima kao i u ovoj studiji, ali i kod vinove loze (Stoll i sar., 2000) i u uslovima stresa soli kod paradajza (Lovelli i sar., 2012). Kirda i sar. (2004) su slično utvrdili, da u PRD tretmanu dolazi do rasta koncentracije ABA u ksilemu za dva puta više nego u DI tretmanu kod paradajza (Dodd i sar., 2006). Veća sinteza ABA u kombinaciji sa dostupnom vodom iz dela korena koji se suši, privlači vodu iz dela korena koji se zaliva. Smatra se da taj efekat poboljšava rast korena u dubljim slojevima zemljišta, kako je pokazano u studijama na vinovoj lozi (Dry i sar., 2000, Santos i sar., 2003, Antolín i sar., 2006). Sintetisana ABA u korenu u PRD tretmanu se transportuje preko ksilema do stabla i listova (Kang i Zhang, 2004),

gde dovodi ne do potpunog već samo do delimičnog zatvaranja stoma, pa samim tim dolazi do smanjenja gubitka vode transpiracijom ali bez velikog uticaja na fotosintezu (Dry i sar., 1996; Stoll i sar., 2000, Dorji i sar., 2005). S obzirom na to da je poznato da zatvaranje stoma može biti glavni faktor odgovoran za redukciju CO₂ u uslovima stresa (Chaves i sar., 2002). Rezultati Milosavljević (2012) i Savić i sar (2009) su ukazali na to da u PRD tretmanu dolazi do smanjenja provodljivosti stoma, ali da to ne utiče na smanjenje fotosinteze, čak utiče na bolji vodni balans biljaka (de Souza i sar., 2003), što takođe može sprečiti metaboličku inhibiciju CO₂. Egea (2008) kod avokada i Dry i Loveys (1999), Stoll i sar. (2000), Antolín i sar., (2006) kod vinove loze su ukazivali na to da je rast vegetativnih organa manji, ali bez efekta redukcije na konačnu veličinu ploda. Stoga je moguće da biljke u PRD tretmanu više asimilata formiranih u procesu fotosinteze transportuju ka plodovima u poređenju sa vegetativnim organima. To objašnjava pojavu da u ovoj studiji nema razlike u rezultatima za suhu masu zrelog ploda kod divljeg tipa u različitim tretmanima zalivanja u periodu od 20 do 39 daa. I druge studije ukazuju na to da vodni deficit (Girona i sar., 2004) i PRD (paprike, Kang i sar., 2001, Dorji i sar., 2005) ne utiču značajno na redukciju suve mase akumulirane u plodovima, već pre svega na redukciju akumulirane vode u plodu (Mitchell i sar., 1991, Pulupol i sar., 1996, Kirda i sar., 2004, Topcu i sar., 2006, Tah i sar., 2007). Moguće je da ABA dovodi do smanjenja vode u plodovima povećavajući koncentraciju šećera (Kojima i sar. 1995), što je od posebnog značaja za prinos i kvalitet plodova paradajza.

Vrednosti procenta suve mase ploda u fazi deobe ćelija je veća za 30% u PRD tretmanu u odnosu na FI, dok je u fazi zrenja procenat suve mase ploda u ukupnoj masi plodova ista u PRD i FI tretmanu. Ispitivanja Savić i sar. (2009) su pokazala da PRD tretman, menjajući tzv. „source-sink“ („primaoci-davaoci“) odnos za asimilate, može da utiče na njihov transport od listova ka plodovima. Kod paradajza, fotosintetički aktivno tkivo listova je jedini aktivni izvor asimilata za organe kao što su cvetovi, plodovi ili koren. Od svih pomenutih organa plodovi su definisani kao organi primaoci visokog prioriteta u konkurenciji za asimilate. Dry i sar. (1996) i Davies i sar. (2000) navode da redukcija u koncentraciji ugljenih hidrata (u stablu) kod PRD biljaka rezultuje povećanjem koncentracije u plodovima. Isti autori smatraju se da su ugljeni hidrati prvobitno usmereni ka stablu preusmereni ka plodovima. Na slično ukazuje studija

Stikić i sar. (2003) i Zegbe i sar. (2009), koji su uočili da plodovi paradajza u PRD tretmanu imaju veću koncentraciju šećera nego kontrolne biljke.

Ovi rezultati indirektno ukazuju na to da se zalivanjem jedne strane korenovog sistema kod PRD biljaka može dovoljno snabdjeti plod i zadržati sličnu ili bolju metaboličku aktivnost od biljaka kao i u FI tretmanu. Smatra se da je moguće da se ABA zajedno sa asimilatima transportuje od listova do plodova, s obzirom na to da se kod vinove loze u PRD tretmanu u listovima sintetiše i do 60% više ABA u poređenju sa FI tretmanom (Stoll i sar., 2000), kao i da se u PRD tretmanu vrednosti ABA ranije i brže povećavaju u poređenju sa DI tretmanom (Antolín i sar., 2006). Isti autori (Antolín i sar., 2006) ukazuju da se ABA transportuje od listova ka plodovima gde se akumulira tokom zrenja ploda, iako količina ABA u plodu nije uvek zavisna od koncentracije ABA u listovima (Okamoto i sar., 2004). Značajno povećanje koncentracija ABA u plodovima tokom zrenja je dokumentovano još kod nekih sorti vinove loze (Cabernet Sauvignon i Ugni Blanc) od strane Koussa i sar. (1993). Smatra se da ABA u plodovima kod vinove loze ima važnu ulogu u početnim fazama zrenja ploda (DaPeng i sar., 1997, Antolín i sar., 2003). Postoje podaci da je akumulacija ABA u plodovima u korelaciji sa abiotičkim stresom (Deluc i sar., 2009). Tako npr. kod japanske jabuke (*Diospyros kaki*) gde čašični listići ostaju na plodu do zrenja, odgovor na stres suše je mnogo brži nego što je uočeno na plodovima (Leng i sar., 2009; Zhao i sar., 2012). Kod trešnje, peteljka ploda predstavlja veliku površinu sa stomama preko koje se obavlja razmena gasova i evaporacija vode (Luo i sar., 2013). Kod oba ploda maksimalna koncentracija ABA i sinteza etilena u peteljci ili čašičnim listovima se dešava ranije nego u samom plodu u uslovima vodnog deficita, pa se smatra da ABA ima ulogu u tom procesu. Takođe se smatra da su karakteristike otpornosti plodova na sušu povezane sa formiranjem specijalnih morfoloških struktura, npr. čašičnih listova ili peteljke ploda, tako da se kod ploda paradajza transpiracija vrši preko čašice ploda, ali je ona zanemarljiva i iznosi 10-20%. Ovi rezultati ukazuju na to da je transpiracija ploda paradajza u fazi najveće akumulacije šećera blisko povezana sa floemskim transportom, koji je odgovoran za akumulaciju šećera i rast ploda (Araki i sar., 1997). U skorije vreme je rađeno na molekularnom mapiranju ABA transportera kod ABA mutanata (Leng i sar., 2014). Prema toj studiji ABA se prenosi od mesta sinteze do plodova, gde se nalaze ABA receptori (Antoni i sar., 2011). Rezultati studija sa ABA transporterima nam ukazuju da

je transport ABA u plodove jedino moguć putem floema, kao što je to opisano kod ploda trešnje (Else i sar., 2004), dok je količina ABA koja izlazi iz ploda veća tokom faze rasta ćelija i opada značajno kada plod počinje da zri. To je verovatno uticaj opšteg transporta putem floema i manjeg unošenja asimilata u kasnijim fazama razvoja ploda, a samim tim i prestanak rasta ploda tokom zrenja što takođe utiče na smanjenje koncentracije ABA u plodu (Else i sar., 2004). Transport ABA floemom utvrđen je nakon dodavanja blokatora floemskog transporta CaCl_2 (Else i sar., 2004).

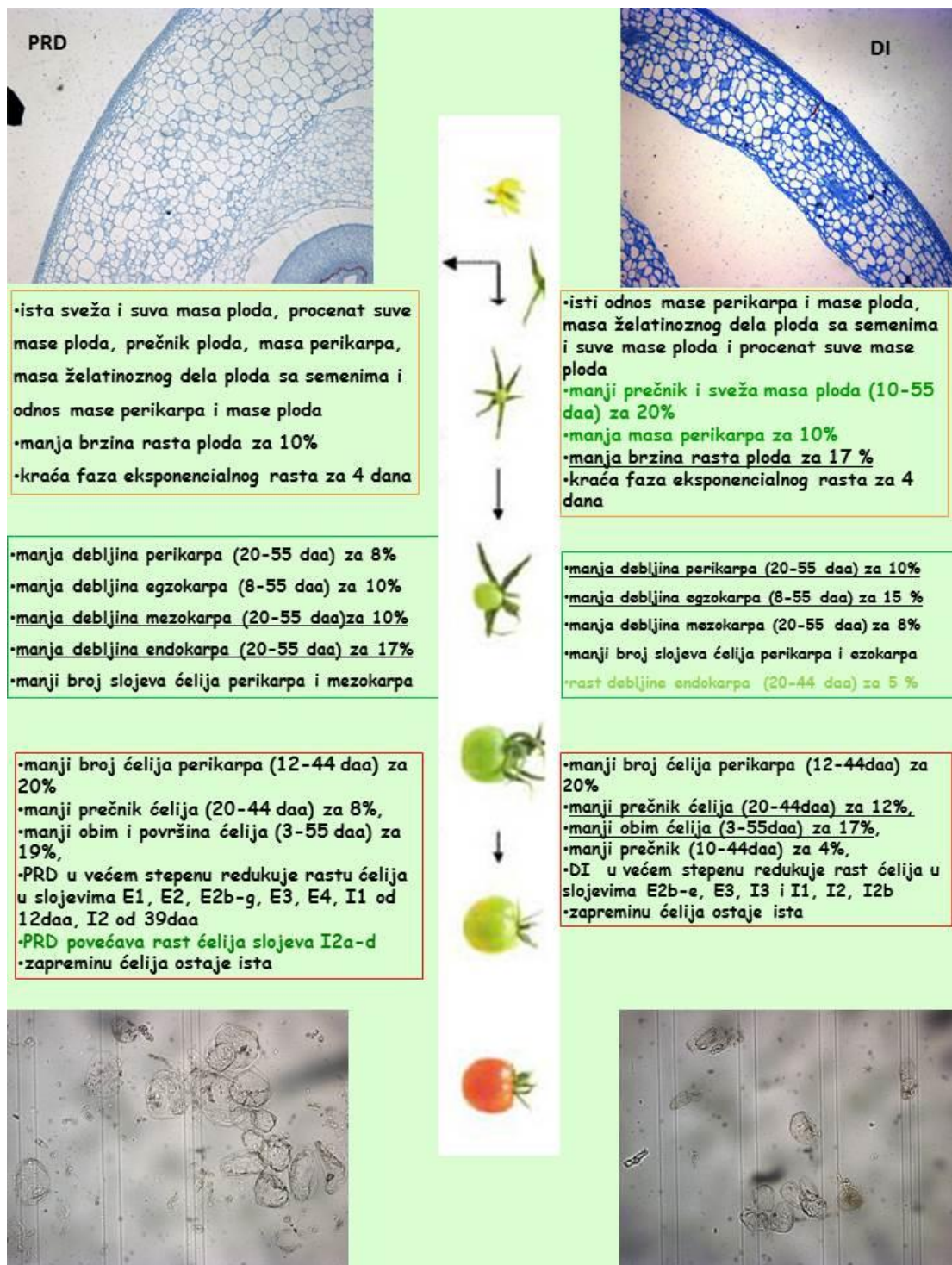
Jedno od objašnjenja slične veličine plodova u FI i PRD tretmanu možda leži i u efikasnosti provodnog sistema peteljke ploda. Peteljka može da bude ograničavajući faktor za transport asimilata, jer je zabeležena (Stewart i sar., 1952; Bustan i sar., 1995) značajna korelacija veličine ploda i površine poprečnog preseka peteljke ploda, a posebno između veličine ploda i površine floema u peteljci ploda limuna (Guardiola i sar. 1993, Bustan i sar. 1995). Pošto je protok kroz floem glavni izvor vode i šećera za plod paradajza, smatra se da upravo efikasnost floema utiče na povećanje veličine ploda (Guichard i sar., 2005, Fanwoua i sar., 2013). Iako je površina floema u oblasti peteljke uz zonu ploda slična u PRD i FI, efikasnost floema kod divljeg tipa u PRD raste za 50% u poređenju sa FI (Rančić, 2011). Aloni (1995) i Koizumi i sar. (2000) su ukazali da transport auksina od vršnih delova biljke ka osnovi može ubrzati razvoj provodnog tkiva u peteljci ploda. To se može objasniti uticajem na deobu i diferencijaciju ćelija kambijuma (Aloni, 1995), tako da ti procesi povećavaju transport asimilata i vode iz listova. Prethodne tvrdnje su bazirane na činjenici da su maksimalne koncentracije auksina u kolumeli i lokulima zabeležene na početku faze rasta ploda (Monselise i sar., 1978), dok je koncentracija auksina u perikarpu bila mala tokom razvoja ploda. Stoga se smatra da je uloga auksina u razvoju perikarpa paradajza indirektna i da je rezultat efekta rasteća ćelija perikarpa izazvanih auksinima sintetisanim u semenima (Varga i Bruinsma, 1986). Takođe je ukazano da ABA može biti odgovorna za pojačavanje efekta distribucije i akumulacije asimilata u plodovima kod vinove loze, graška, pasulja, jabuke i soje (Kojima i sar., 1993; Buta i Spaulding, 1994; Smith i sar., 1995, Bremer, 1989).

Neki autori smatraju da ABA i auksini mogu povećati transport asimilata direktno kroz ćelijske membrane do plodova i to pomoću aktivnosti kisele

invertaze tokom faze rasta ploda (Else i sar., 2004, Pan i sar., 2005) ili hidrolaze saharoze (Davies i sar., 1997). Postoje podaci da ABA podržava unošenje asimilata putem floema u plod koji se razvija. Tako npr. tretman sa ABA povećava unošenje šećera u vakuole ploda jabuke (Yamaki i Asakura, 1991) i povećava unošenje šećera u plod limuna (Kojima i sar., 1995).

U ovom eksperimentu masa perikarpa zrelog ploda kod divljeg tipa je ista u PRD i FI tretmanu, iako je u PRD utvrđena značajna redukcija debljine perikarpa i svih njegovih delova od 20 daa pa do faze zrelih plodova gde je zabeležena redukcija debljine perikarpa za 8% u odnosu na FI (Slika 117). Ovo smanjenje debljine perikarpa u PRD tretmanu je rezultat smanjenja konačnog broja ćelija perikarpa za 20% i smanjenja površine ćelija za 8%. Tretmani redukovanog zalivanja dovode do redukcije svih delova perikarpa, a naročito utiču na smanjenje debljine mezokarpa i broja slojeva mezokarpa za 8% u PRD (Slika 117).

Uticao PRD tretmana se zasniva na tome da se konačni, a u isto vreme i manji, broj slojeva ćelija perikarpa formira ranije, pa možemo da pretpostavimo da je nedostatak vode negativno uticao na rast i konačno formiranje novih slojeva ćelija. Manji broj slojeva ćelija perikarpa do 20 daa kod tretmana redukovanog zalivanja ukazuje na to da se redukcija u broju ćelija u PRD tretmanu desila tokom ranog perioda razvoja. Egzokarp je u sva tri tretmana formirao četiri sloja ali takođe kasnije u PRD u odnosu na FI tretman. Ovo se može objasniti time da iako je u PRD tretmanu došlo do formiranja slične veličine perikarpa u fazi zrenja ploda u poređenju sa FI, PRD je verovatno naknadno stimulisao rast ćelija koje su se najkasnije podelile. Dok sa druge strane, u delovima perikarpa gde su se deobe ćelija ranije završile, rast ćelija je verovatno bio inhibiran. Na sličan oblik redukcije u rastu ćelija mezokarpa kod bobica vinove loze ukazano je u studiji Roby i Matthews (2004). Kako odnos mase perikarpa i ukupne mase ploda pokazuje značajne razlike u sva tri tretmana zalivanja od 5 do 10 daa, smatramo da su se najveće promene u uspostavljanju veličinskih odnosa perikarpa i ostatka ploda upravo desile u ovom periodu, slično kao što navode i Joubès i sar. (1999). Odnos mase perikarpa i mase zrelog ploda iznosi oko 65% i isti je u FI i PRD tretmanu. Masa placente sa semenima intenzivno raste nakon 20 daa tj. tokom faze rasta u PRD i FI tretmanu, na šta je ukazivao Giovannoni (2004). Uticaj PRD tretmana na masu placente sa semenima tokom razvoja nije zabeležen.



Slika 117. Odgovor divljeg tipa na tretmane redukovano zalivanja. Svi efekti po kojima se PRD razlikuje od DI tretmana u poređenju sa FI. Specifični efekti tretmana su predstavljeni zelenom bojom, dok je posebno podvučen veći stepen redukcije koji se ispoljio kod određenih tretmana.

6.4. Razviće i anatomska analiza ploda sorte Ailsa Craig (divljeg tipa) u uslovima deficita navodnjavanja

Iako je brzina rasta ploda divljeg tipa slična u FI i DI, u ovoj studiji, DI tretman redukuje konačnu veličinu ploda skraćujući fazu eksponencijalnog rasta ploda za 10 dana (Slika 117) time što odlaže početak i izaziva raniji završetak rasta ploda. Iako u ovoj studiji nije meren ni jedan parametar koji ukazuje na vodni režim biljaka, masa, prečnik ploda i količina vode kojom su se biljke zalivale (u DI 60% od FI) ukazuju na to da su biljke u DI tretmanu bile izložene značajnom stresu. Prema studiji Milosavljević (2012) koja je merila vodni potencijal listova paradajza u sličnom ogledu ali u vegetativnoj fazi biljaka, vrednosti vodnog potencijala u DI tretmanu su bile najniže (-0.75 MPa) što ukazuje na to da su te biljke bile izložene većem stresu vodnog deficita u poređenju sa FI i PRD. Niz literaturnih podataka je pokazao da DI tretman dovodi do odlaganja početka rasta i do ranijeg završetka faze rasta plodova paradajza (Jonson i sar. 1992; Savić i sar. 2008) kao i drugih biljnih vrsta, kao npr. kruške (Marsal i sar., 2000; Naor i sar., 2000), vinove loze (McCarthy i sar., 2002) i limuna (Ruiz-Sanchez i sar., 2010).

U našem eksperimentu vodni deficit ima uticaj na razvoj ploda tako što skraćuje fazu eksponencijalnog rasta, ali ne utiče na brzinu rasta ploda (Slika 117). Taj efekat DI tretmana se možda ispoljava kroz nedostupnost asimilata usled male distribucije asimilata ili visoke kompeticije za asimilate između ćelija ploda što dovodi do redukcije veličine ploda. S obzirom na to da se u uslovima DI tretmana smanjuje turgor u ćelijama pomoćnicama (Alves i Setter, 2004), može se pretpostaviti da povećana transpiracija i smanjeno usvajanje ugljen dioksida, smanjuju fotosintezu, što zatim dovodi do smanjenja prinosa. Rančić (2011) je ukazala na to da u uslovima vodnog deficita dolazi do značajnog smanjenja površine floema na poprečnim presecima peteljki ploda što bi moglo da objasni značajno manju veličinu ploda u DI tretmanu, odnosno manju distribuciju asimilata putem floema. Moguće je da na slabiji razvoj floema u uslovima vodnog deficita utiče smanjena koncentracija citokinina, jer je poznato da citokinini u uslovima optimalne koncentracije dovode do povećanja površine floema, a smanjenja ksilema (Aloni, 1993). Rezultati Rančić (2011) su pokazali da i pored toga što je površina floema manja u uslovima vodnog deficita nego u uslovima optimalne

snabdevenosti vodom, ne dolazi do smanjenja suve mase plodova, što bi moglo da ukaže na različitu efikasnost floemskog transporta. U uslovima suše povećava se sinteza etilena (Mpelasoka i sar., 2001, Naor, 2006). Moguće je da etilen ima ulogu u skraćanju trajanja faze rasta ploda u DI tretmanu i ranijem sazrevanju plodova divljeg tipa, kao što je zabeleženo kod azijske kruške (Caspari i sar., 2004a) i jabuke (Mpelasoka i sar., 2001).

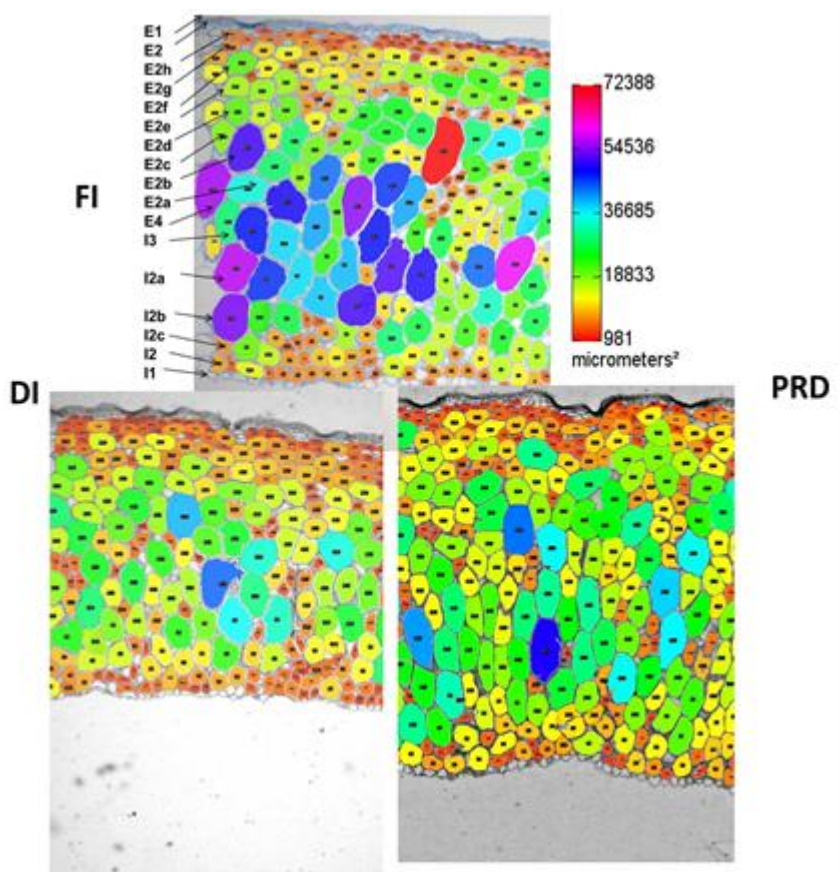
Generalno se smatra da je rast ćelija moguć nakon izlaganja blagom i kartkotrajnom stresu, ali da te ćelije nikada ne mogu da dostignu veličinu ćelija kontrolnih biljka. Takođe je poznato i da je broj ćelija u listovima redukovan u uslovima suše (Granier i Tardieu, 1999; Tardieu i sar., 2000). U našoj studiji kod divljeg tipa u DI tretmanu broj ćelija perikarpa i njegovih slojeva su značajno manji u poređenju sa FI (Slika 117), što ukazuje na to da je ovaj vid vodnog deficita uticao na proces deobe ćelija unutar perikarpa. Ovi rezultati smanjenja broja ćelija dovode do smanjenja debljine perikarpa za 10% u DI tretmanu u odnosu na FI. Uticaj DI tretmana na debljinu perikarpa se pre svega ispoljio značajnom redukcijom debljine mezokarpa i egzokarpa za oko 10% (Slika 117), dok je debljina endokarpa u DI tretmanu veća, ali pošto je endokarp jednoslojan ne doprinosi značajno povećanju debljine perikarpa u DI tretmanu. Slične rezultate smanjenja debljine perikarpa dobili su Roby i Matthews (2004), gde vodni deficit inhibira rast ploda vinove loze smanjujući debljinu svih delova mezokarpa, dok su sa druge strane egzokarp i masa semena veći kada se plodovi razvijaju u uslovima vodnog deficita. Sličan efekat na redukciju broja i veličine ćelija perikarpa i veličinu ploda paradajza ima porast temperature, a uticaj temperature na smanjenje zapremine ćelija je bio značajan ukoliko se zagrevanje primenjivalo od cvetanja do zrenja ploda ali nije imao uticaj na broj ćelija perikarpa (Bertin, 2005). Van der Ploeg i Heuvelink (2005) smatraju da povećanje brzine rasta ćelija ploda u uslovima visoke temperature može biti delimično povezano sa većom aktivnošću enzima koji se nalaze u osnovi rasta ćelija ploda, dok visoka temperatura skraćuje dužinu ćelijskog ciklusa dovodeći do pojave većeg broja deoba ćelija u kratkom vremenskom periodu i u uslovima kada su asimilati optimalno dostupni neće ograničavati rast ploda (Bertin, 2005). Visoka temperatura u uslovima kada je količina asimilata ograničena uvek dovodi do značajne redukcije veličine ploda (Marcelis i Baan Hofman-Eijer, 1993; Fanwoua i sar., 2013). Studija Alves i Setter (2004) na listu *Manihot esculenta* je

ukazala na to da uticaj tretmana navodnjavanja pre svega zavisi od faze kada je primenjen. S obzirom na to da je u našoj studiji DI tretman trajao tokom faze deobe ćelija, doveo je do formiranja značajno manjeg broja ćelija u perikarpu u poređenju sa FI.

Nekoliko studija je pokazalo da konačni broj i veličina ćelija perikarpa zavise od dostupnih asimilata u plodu (Marcelis 1993; Bertin, 2005; Baldet i sar., 2006; Prudent i sar., 2010). Te studije su ukazale na to da uspešnost rane faze deobe ćelija u velikoj meri zavisi od kompeticije za asimilate, pa tako npr. nedovoljan intenzitet svetlosti tokom faze formiranja cveta potpuno zaustavlja deobe ćelija i dovodi do abortivnosti cvasti (Kinet, 1989; Kinet i sar. 1985). Smatra se, takođe, da veličina ćelija perikarpa zavisi i od kompeticije među ćelijama mezokarpa (Joubès i sar., 1999; Cheniclet i sar., 2005, Quilot i Genard, 2008). Bertin (2005) je ukazala na to da se ćelije perikarpa paradajza mogu smatrati kompetitivnom populacijom, gde intenzitet kompeticije zavisi od broja ćelija u plodu. Smanjenje veličine ćelija ukazuje na to da je došlo do kompeticije među ćelijama, što može biti rezultat ili limitiranosti izvora usled male snabdevenosti ili ograničenog transporta asimilata (npr. floemskog transporta) ka plodu u uslovima redukovano zalivanja, pošto konačna veličina ploda uglavnom zavisi od dostupnih asimilata koji se sintetišu u listovima (Van der Ploeg i Heuvelink, 2005). Studija Fanwoua i sar. (2013) ukazuje na to da ograničena količina šećera koja se transportuje do ploda dovodi do smanjenja konačnog broja ćelija perikarpa paradajza i da je taj efekat još veći ukoliko nedostatak u količini asimilata traje duže tokom razvoja ploda. To je verovatno bio slučaj u ovoj studiji jer je uticaj primene DI tretmana kod divljeg tipa doveo do manjeg broja ćelija perikarpa zrelog ploda za 18% (Slika 117). Efekat da ograničenost unosa asimilata negativno utiče na deobu ćelija može se povezati sa pojavom da od distribucije ugljenih hidrata u okviru biljke zavisi i veličina ploda. Ona utiče i na regulaciji gena koji kontrolišu deobu ćelija u ranim stupnjevima razvoja cveta (cyclin-dependent kinases, CDKs), ali i nakon procesa antezisa kod paradajza (Joubès i sar., 2000; Baldet i sar., 2006).

Duži period u toku koga se do ploda doprema smanjena količina asimilata dovodi do smanjenja mase perikarpa za oko 30% u poređenju sa uslovima gde nije bilo limitiranosti ovog faktora ili je limitiranost faktora bila ograničena na mali period

(Baldet i sar., 2006, Fanwoua i sar., 2013). U ovom eksperimentu debljina perikarpa je u DI manja za 10% u poređenju sa FI (Slika 117), kao i veličina i broj slojeva ćelija perikarpa, što znači da su oba procesa, i rast ćelija i formiranja novih slojeva ćelija bili pod značajnim uticajem vodnog deficita. DI tretman kod divljeg tipa je različito uticao na rast ćelija koje pripadaju spoljašnjem i unutrašnjem perikarpu (Slika 118).



Slika 118. Uticaj PRD i DI na rast perikarpa kod divljeg tipa, skale veličine u različitim bojama ukazuje na odnose u veličini ćelija perikarpa (prikazane površinom u μm^2) i kada je starost ploda bila 20 daa.

Kod većine slojeva koji pripadaju spoljašnjem perikarpu uticaj DI tretmana na smanjenje veličine ćelija se uglavnom utvrdio u fazi zrelog ploda, i posledica je toga što je rast ćelija ranije prestao nego u FI tretmanu. Slojevi koji su se prvi formirali u spoljašnjem perikarpu rastu slično kao u u FI tretmanu tj. do 42 daa, a nakon toga prestaju da rastu. U ovoj studiji u unutrašnjem perikarpu, u slojevima koji su nastali od sloja I2 efekat DI se javlja ranije a odlikuje ga slabiji rast ćelija perikarpa u poređenju sa FI mada je konačna veličina ćelija u slojevima unutrašnjeg perikarpa slična kao i kod plodova biljaka u FI tretmanu, kao što je to zabeleženo u slojevima I2a, b, c, d. Prema

tome, smatramo da se uticaj DI tretmana na unutrašnji perikarp ogleda u usporavanju deobe ćelija već od 12 daa (Slika 118), čime se odlaže stvaranje novih slojeva ćelija perikarpa i kasniji rast, što rezultira formiranjem manjih ćelija u poređenju sa FI tretmanom.

Na pojavu da se rast ćelija nastavlja i kasnije u toku razvoja biljnih organa ukazali su Alves i Setter (2004) u listovima manihota, što se objašnjava pojavom da rast ćelija u uslovima vodnog deficita može biti ograničen turgorom. Smatra se da u zavisnosti od faze razvoja zavisi da li će ćelije konačno prestati da rastu ili nastavljaju sa rastom u uslovima vodnog deficita, jer sa smanjenjem turgora dolazi i do inhibicije rasta ćelija (Bray, 2001). Oporavak turgora u ćelijama vodi do brzog perioda rasta zbog toga što smekšavanje, popuštanje ćelijskog rasta prati vodni deficit, mada u manjem stepenu stvara mogućnost za brzi rast ćelijskog zida uprkos oporavku turgora (Cosgrove, 1987).

Na pojavu da uslovi sredine mogu da ispolje svoj negativni uticaj na rast ploda kasnije, ukoliko se nisu ispoljili tokom faze deobe ćelija ukazivali su Cano-Medrano i Darneli (1997) na osnovu istraživanja urađenih na plodu borovnice. Smatra se da rani vodni deficit dovodi do strukturnih promena ćelija koje nisu uočljive u tom periodu, ali koje mogu kasnije da utiču na rastegljivost ćelijskog zida smanjujući mogućnost rasta tokom faze rasta ćelija (Boyer, 1988). Do toga najverovatnije dolazi zato što je celuloza unutar ćelijskog zida osetljiva na vodni deficit. Ojeda i sar. (2001) smatraju da je redukcija veličine plodova bobica prouzrokovana uglavnom zbog smanjenja veličine ćelija perikarpa. Ovi autori smatraju da je smanjenje veličine ćelija rezultat primene ranog vodnog deficita (tj. još od faze cvetanja) i da je to nepovratni proces, jer modifikuje strukturne osobine ćelije i posledično rastegljivost ćelijskog zida, ograničavajući posledični rast ćelija perikarpa. Costagli i sar. (2003) i Rapaport i sar. (2004) su ustanovili da je veličina ćelija ploda masline značajno manja u uslovima vodnog deficita, kao i veličina ćelija mezokarpa trešnje (Olmstead i sar., 2007). Kod ploda krastavca ograničenost asimilata neophodnih za rast ploda dovodi do redukcije veličine ploda jer se formira manji broj sitnijih ćelija (Marcelis, 1993). U našoj studiji osim smanjenja površine i obima ćelija i maksimalni prečnik ćelija je manji u poređenju sa FI tretmanom. Smatra se da su giberelini odgovorni za promene rastegljivosti ćelijskog zida kao i promene osmotskog potencijala (Brock i Cleli, 1990) ćelija ploda

paradajza tokom faze rasta ploda. Pošto je orijentacija rasta ćelija kod biljaka uglavnom određena orijentacijom mikrotubula i celuloznih mikrofibrila (Wasteneys i Ambroise, 2009), gibberelini verovatno indirektno utiču na njihovu orijentaciju.

Jedno od mogućih objašnjenja redukcije rasta ćelija perikarpa tokom faze rasta ploda treba tražiti u činjenici da se ABA akumulira kao odgovor na vodni deficit u listovima, a zalivanjem se smanjuje do nivoa koji je isti kao i kod kontrolnih biljaka (Alves i Setter, 2004). Bray (2001) smatra da ćelije moraju da imaju mehanizam za prepoznavanje vodnog deficita, koji je verovatno povezan sa turgorom, a jedan od posrednika u signalnom putu je biljni hormon ABA, koji se akumulira u svim biljnim organima kao odgovor na vodni deficit. Takođe studija Antolín i sar. (2003) ukazuje na to da u DI tretmanu kao i u PRD tretmanu dolazi do transporta ABA iz listova u plodove u toku faze zrenja ploda, ali da je taj rast manji u poređenju sa FI tretmanom, što može da bude u vezi sa manjom veličinom plodova u DI tretmanu. Lovelli i sar. (2012) su ukazali na to da je slabiji rast nadzemnog dela biljke rezultat brzog prestanka rasta listova usled uslova stresa soli, jer ovaj stres usporava deobu ćelija i njihov rast (Albacete i sar., 2008) a utiče i na redukciju fotosinteze. I u slučaju stresa soli sintetiše se ABA, koja u listovima dovodi do zatvaranja stoma i smanjenja suve mase listova, usled različitog transporta fotoasimilata (Albacete i sar., 2008) kao i funkcionalne modifikacije odnosa koren/stablo (Maggio i sar., 2007).

U ovoj studiji suva masa ploda u uslovima DI tretmana u poređenju sa FI nije bila redukovana. Veliki broj autora ukazuje na rast ukupne količine rastvorenih šećera u DI tretmanu kod jabuke (Mills et al. 1994; Kilili i sar. 1996), breskve (Gelly i sar. 2003), paprike (Dorji i sar., 2005). U eksperimentu sa paprikom (Dorji i sar., 2005) DI tretman značajno smanjuje svežu masu ploda, ali suva masa ostaje slična kao i u našoj studiji kod divljeg tipa paradajza. To ukazuje da se kretanje vode ka plodu smanjuje progresivno tokom vodnog deficita ali bez efekta redukcije na suhu masu, s obzirom na to da u studiji Dorji i sar. (2005) nije bilo redukcije u fotosintezi odnosno da izvor asimilata nije redukovana. Već je od ranije poznato da u uslovima vodnog deficita raste koncentracija skroba tokom ranih faza razvoja ploda paradajza (Ruan i Patrick, 1995), a tokom faze rasta ploda i zrenja raste mogućnost prelaska skroba u šećere. Rast koncentracije rastvorenih šećera je u vezi sa rastom procenta suve mase (Mpelasoka i

sar. 2001), što ukazuje na to da se rast koncentracije rastvorenih šećera verovatno desio usled nedostatka vode koja je ulazila u plod pre nego gubitkom vode iz ploda. Ho (1999) je ukazao na to da je transport vode redukovan u uslovima čak i blagog vodnog deficita, ali da se asimilati i dalje transportuju ka plodu. Ovo objašnjava pojavu redukcije sveže mase ploda u DI tretmanu u poređenju sa FI, dok je suva masa ploda slična među tretmanima (Zegbe- Dominguez i sar., 2003). Studije na jabuci (Mills i sar., 1994, Mpelasoka i sar., 2000) su ukazale na to da u uslovima vodnog deficita nastaju specifični metabolički efekti koji se manifestuju promenama koncentracije u specifičnim uslovima nastale fruktoze i sorbitola u poređenju sa uslovima optimalnog navodnjavanja. To je samo dokaz da plodovi imaju veliku sposobnost da privuku asimilate iz listova gde se sorbitol stvara. Takođe je utvrđeno da je količina sorbitola koji se akumulira u plodu pozitivno korelisana sa koncentracijom ABA u tkivu, što ukazuje na to da ABA ima ulogu u regulaciji akumulacije sorbitola u plodu (Beruter, 1983). Ove studije sa sorbitolom su slične istraživanju unosa šećera u korenove šećerne repe (Saftner i Wyse, 1984), gde je takođe ukazano da ABA stimuliše unos saharoze. Takođe su Ramos i sar. (1999) ukazali na to da vodni deficit smanjuje akumulaciju sveže mase biljnih organa u većem stepenu nego suve mase, što je i jedan od znakova nedostatka vode u biljkama. Primeri redukcije sveže mase ploda paradajza su zabeleženi i u uslovima stresa visokom koncentracijom soli koja je primenjena u ranim fazama razvoja ploda (Adams i Ho, 1989, Botella i sar., 2000). Razlog smanjenja sveže mase ploda u uslovima stresa soli se objašnjava manjom količinom vode koja se transportuje do ploda tokom razvoja ploda u poređenju sa mineralnim supstancama, organskim kiselinama ili skrobom (Mitchell i sar. 1991), pa se sa smanjenjem količine vode povećava koncentracija šećera u plodu (Adams i Ho, 1989). Heuvelink (1995) je ukazao na to da u uslovima variranja temperature ne dolazi do značajnih promena suve mase plodova.

Bertin (2005) je ukazala na to da su i veličina ploda, broj i veličina ćelija ploda paradajza manji usled ograničenosti asimilata, ali i da samo količina šećera u plodu može da bude uzrok pojave manjeg ploda paradajza (Massot i sar., 2010). Fiziološki mehanizmi putem kojih asimilati regulišu veličinu ploda su još uvek nepoznati, ali Baldet i sar. (2006) su ukazali na to da ugljeni hidrati mogu da kontrolišu veličinu ploda regulisanjem mitotske aktivnosti pre i posle faze cvetanja. Rast ćelija perikarpa je

takođe bio pod negativnim uticajem DI tretmana, tako da u ovim uslovima dolazi do redukcije veličine ćelija za oko 30% (Slika 117), iako postoje razlike u stepenu redukcije u spoljašnjim i unutrašnjim delovima perikarpa. U većini spoljašnjih slojeva perikarpa, negativni uticaj DI tretmana se uglavnom ispoljio u poslednjim fazama razvoja ploda, gde se rast ćelija perikarpa usporava ranije nego kod FI tretmana (Slika 118). Ovaj uticaj je naročito vidljiv u slojevima perikarpa koji su se prvi formirali u spoljašnjem perikarpu (E2b, c, d), koji rastu skoro kao i u FI tretmanu do 42 daa i nakon toga prestaju sa rastom, što ukazuje na to da je vodni deficit limitirajući faktor za rast ćelija u kasnijim fazama razvoja. Ovo nam ukazuje na to da je verovatno da je redukcija rastenja DI biljaka prvenstveno rezultat većeg stepena stresa kome su one bile izložene (Milosavljević, 2012). Redukcija u kasnijem razvoju plodova mogla bi da se objasni smanjenjem transporta i vode i asimilata u plodove u DI tretmanu. Araki i sar. (1997) su ukazali na to da nizak vodni potencijal u listovima (-0.75 MPa) (Milosavljević, 2012) u DI tretmanu može da smanji unos vode i asimilata na dnevnom nivou i za 90%, uzrokujući tako redukciju konačne veličine ploda paradajza (Araki i sar., 1998, Jonson i sar., 1992, Zegbe i sar., 2007).

Postoje različiti rezultati o aktivnostima pojedinih biljnih organa da privuku asimilate u uslovima njihovog nedostatka, tako da su ranija istraživanja (Ho, 1996) ukazala na to da je plod najjači ciljni organ za akumulaciju asimilata (Chalmers, 1989) u poređenju sa drugim biljnim organima. U tom slučaju je redukcija veličine ploda u uslovima vodnog deficita uglavnom izazvana redukcijom u vodnom snabdevanju pre nego redukcijom asimilata koji se dopremaju do ploda.

Botella i sar. (2000) su ukazivali na to da je u uslovima primene jakog stresa soli perikarp paradajza (7.0 mS cm⁻¹) građen od manjih ćelija tankih ćelijskih zidova. Razlog male veličine ćelija može da se poveže i sa velikom koncentracijom etilena, s obzirom na to da etilen utiče pre svega na deobu ćelija, ali se njegove vrednosti smanjuju tokom rasta ploda (Caspari i sar., 2004a).

U uslovima redukovano zalivanja može doći i do povećavanja rasta ploda, npr. breskve (Williamson i Coston, 1990), evropske kruške (Mitchell i sar., 1986), azijske kruške (Caspari i sar., 2004a,b), grejpfruta (Cohen i Goell, 1988), i jabuke (Mpelasoka i sar., 2001). Ovaj fenomen da plodovi ponekad ubrzaju rast iako su bili izloženi vodnom

deficitu u ranom periodu deobe ćelija se može pripisati osmotskoj adaptaciji ćelija (Mills i sar., 1996).

6.5. Razviće i anatomska analiza ploda mutanta *flacca* u optimalnim uslovima

Genotip *flacca* ima značajno manje vrednosti svih merenih parametara ploda u poređenju sa divljim tipom. Kod *flacca* u FI tretmanu plod dostiže maksimalni prečnik 44 daa, a konačni prečnik ploda je manji od plodova divljeg tipa za oko 30% i iznosi u proseku oko 30 mm. Sveža masa zrelog *flacca* ploda je manja od ploda divljeg tipa za 60% i iznosi oko 20 g, što je u skladu sa rezultatima sudije Nitsch i sar. (2012). Kod *flacca* u FI tretmanu plodovi najbrže rastu od 5. do 12. dana, a maksimalna brzina od 1,15 mm/danu je manja za oko 30% od maksimalne brzine rasta divljeg tipa. Ovaj rezultat razlike u rastu ploda kod *flacca* i divljeg tipa može da se objasni postojanjem pozitivne korelacije između brzine rasta ploda i koncentracije ABA na šta su ukazali Kojima i sar. (1993) kod paradajza, s obzirom na to da je koncentracija ABA u plodu kod *flacca* manja (Nitsch i sar., 2012), manja je i brzina rasta ploda. Na visok stepen korelacije sadržaja ABA u plodovima i rasta ploda ukazano je i kod vinove loze (Coombe, 1976), pasulja, jabuke (Beruter, 1983) i soje. Nitsch i sar. (2012) smatraju da manja koncentracija ABA u plodovima *flacca* nije korelisana sa promenama koncentracije auksina, ali jeste sa visokom koncentracijom etilena. Rezultati Rosado i sar. (2006) su potvrdili tvrdnje Tal i sar. (1979) da *flacca* proizvodi etilen u značajno višim koncentracijama od divljeg tipa. Ovo se zasniva na podacima da je kod divljeg tipa ABA odgovorna za rast ćelija ploda preko negativnog efekta na etilen, sve do faze maksimalnog rasta ćelija ploda kada se koncentracija ABA smanjuje, a nivo etilena raste dovodeći do zrenja ploda. Sa druge strane najnoviji rezultati ukazuju da do negativne korelacije između sadržaja ABA i etilena u plodovima paradajza dolazi tek sa početkom sazrevanja plodova paradajza (Yuan i sar., 2014).

Uslovi u kojima su rasle *flacca* biljke mogu se opisati na osnovu merenja dobijenih u sličnim eksperimentalnim uslovima ali za biljke u vegetativnoj fazi i tokom kraćeg perioda delovanja tretmana (Milosavljević, 2012). Prema rezultatima vodnog potencijala biljke *flacca* su bile izložene većem stepenu vodnog deficita (prosečno -0.65 MPa), u odnosu na biljke divljeg tipa (prosečno -0.50 MPa) u uslovima optimalnog zalivanja, što samo predstavlja potvrdu već ranije poznatih podataka (Tal, 1966).

Takođe i provodljivost stoma u listovima *flacca* je bila veća u odnosu na divlji tip (Milosavljević, 2012, Nitsch i sar., 2012), a površina listova je bila manja kod *flacca* nego kod divljeg tipa (Herde i sar., 1999; López-Ráez i sar., 2010, Nitsch i sar., 2012) što je verovatno rezultat većeg stepena stresa. Efekat redukcije rasta listova kod *flacca* u FI (Neill i sar., 1986, Rančić, 2011, Milosavljević, 2012) je verovatno rezultat sporijeg rasta ćelija lista zbog niskog turgora (Neill i Horgan, 1985) ili visoke koncentracije etilena. Još uvek nije potpuno jasno šta je pravi uzrok malog rasta *flacca* u poređenju sa divljim tipom, vodni deficit kao rezultat visoke transpiracije ili manja koncentracija ABA, odnosno visoka koncentracija etilena (Chen i sar., 2003). Jedno od objašnjenja za manji rast nadzemnog dela biljaka ABA mutanata je veća produkcija etilena u poređenju sa biljkama divljeg tipa (Neill i sar., 1986), jer je prema Sharp-u i sar. (2002) uloga ABA da održava rast biljaka limitirajući produkciju etilena. Kod ABA mutanata pronađeno je da imaju veći stepen sinteze etilena u stablu paradajza (Tal i sar., 1979) i celim biljkama *Arabidopsis* (Rakitina i sar., 1994). Chen i sar. (2003) ukazuju na to da upravo visoka koncentracija etilena i manja koncentracija ABA u korenovima i listovima (70% manja ABA koncentracija u korenu i 25% manje u listovima u poređenju sa divljim tipom) redukuje razvoj korena paradajza u poređenju sa divljim tipom.

Naši rezultati su pokazali da je masa perikarpa *flacca* plodova u poređenju sa divljim tipom u FI tretmanu manja tokom celog perioda razvoja ploda, dok je kod zrelog ploda za oko 70% manja i iznosi oko 11 g. Na redukciju perikarpa *flacca* plodova u FI tretmanu ukazuje i redukcija debljine perikarpa i egzokarpa za oko 30% u odnosu na divlji tip, koja je uočljiva već 20 daa. Masa placente sa semenima zrelog ploda *flacca* je za oko 60 % manja u odnosu na divlji tip i iznosi u proseku oko 5,5 g. Na sličan stepen redukcije perikarpa i placente ukazali su Nitsch i sar. (2012). Manja masa perikarpa i masa placente sa semenima kod *flacca* u odnosu na divlji tip može se objasniti manjom koncentracijom ABA jer ABA kod divljeg tipa tokom razvoja ploda (Sjut i Bangerth, 1982/83) usmerava asimilate u plod tako što pospešuje njihovo kretanje. Maksimalna koncentracija ABA prema Gillaspay i sar. (1994) je zabeležena tokom faze najintenzivnijeg rasta ploda što se poklapa sa periodom kada u našoj studiji (posle 20 daa) vrednosti mase perikarpa i mase placente sa semenima počnu značajno da se razlikuju između genotipova. Ovome mogu da se pridodaju

rezultati studije Rančić (2011) koja ukazuje na to da ABA deficitarni mutanti imaju manju efikasnost floema od divljeg tipa. S obzirom na moguću ulogu ABA u transportu asimilata u plodu, manja koncentracija ABA u plodovima može biti uzrok manje efikasnosti floema kod *flacca*.

Suva masa ploda je manja kod *flacca* za oko 30% u poređenju sa divljim tipom a procenat suve mase u ukupnoj masi ploda je veći u poređenju sa divljim tipom. Procenat suve mase u ranim fazama razvoja *flacca* ploda iznosi od 7,5% do 5,9% u fazi zrenja, dok je kod zrelog ploda divljeg tipa 4,1%. Rezultat ukupne suve mase ploda je u skladu sa rezultatima Beruter (1983) i Smith i sar. (1995), koji smatraju da postoji pozitivna korelacija između koncentracije ABA i akumulacije suve mase kod plodova paradajza, vinove loze, jabuke, trešnje, kivija i jagode, što bi moglo da bude objašnjenje za manju suhu masu plodova genotipa *flacca* u odnosu na divlji tip. Ovaj rezultat se takođe može objasniti pojavom da porast koncentracije ABA u plodovima dovodi do povećanja koncentracije šećera, kao što je to zabeleženo kod vinove loze (Coombe, 1976). Groot i sar. (1991) su ukazali na to da mala koncentracija ABA u semenima kod ABA-mutanata paradajza *sitiensis*, nije uticala na akumulaciju suve mase ploda, što ukazuje na to da tokom razvoja semena, suva masa ploda nije regulisana ABA-om. U svakom slučaju veličina ploda kod *sitiensis*, koji ima manju koncentraciju ABA u semenima, je bila manja u poređenju sa divljim tipom. Postoje rezultati i da se ABA iz semena može prenositi u okolno tkivo, pa tako može imati pozitivnu ulogu u akumulaciji suve mase u pojedinim delovima ploda (Kojima i sar., 1993).

Rezultati ove studije ukazuju na to da je redukcija veličine ploda i debljine perikarpa kod *flacca* u vezi sa manjim brojem ćelija perikarpa (za oko 40%) i manjom konačnom veličinom ćelija (za oko 60%) u odnosu na divlji tip. Rezultati analize razvoja slojeva perikarpa u ovoj studiji ukazuju na to da postoji visok stepen deoba ćelija u slojevima koji potiču od E2 sloja (subepidermalnog sloja) u FI tretmanu, ali u većem opsegu kod divljeg tipa s obzirom na to da se slojevi E2j i E2i kod plodova *flacca* nisu uopšte formirali. U perikarpu *flacca*, u fazi razvoja ploda od 3 daa su formirani svi slojevi kao i kod divljeg tipa, u to vreme spoljašnji perikarp čine slojevi E1, E2, E2a, E2b, E3 i E4, a unutrašnji perikarp slojevi I3, I2a, I2b, I2 i I1. Kod divljeg

tipa u FI tretmanu većina slojeva perikarpa se formira od 8 do 12 daa, dok je kod *flacca* za razliku od divljeg tipa, taj period produžen na 20 daa, kada se kod *flacca* formirao sloj E2h a u unutrašnjem perikarpu slojevi I2d i I2e. Jedno od objašnjenja manje veličine ploda kod *flacca* i redukciju deobe ćelija perikarpa bi moglo da bude nedostatak ABA jer je poznato da ABA utiče na gene koji regulišu ćelijske cikluse (Smalle i sar., 2003). Sa druge strane Zhang (2007) je na osnovu svoje studije zaključio da je visoka koncentracija ABA u plodu japanske kruške u visokom stepenu korelisana sa smanjenim stepenom deoba ćelija u plodu. Nitscha i sar. (2012) su kod paradajza ustanovili sličan broj slojeva perikarpa paradajza kod divljeg tipa i *flacca*, ali i manju koncentraciju ABA u plodu kod *flacca*, što ukazuje na to da manja veličina ploda nije posledica redukcije deoba ćelija ploda već manje veličine ćelija. Isto istraživanje je pokazalo da ABA stimuliše rast ćelija tokom razvoja ploda kod divljeg tipa (Nitscha i sar., 2012) i da je maksimalna koncentracija ABA dostignuta tokom faze rasta (Wang i sar., 1998). Naši rezultati ukazuju na to da je rast površine ćelija perikarpa sličan do 20 daa kod *flacca* i divljeg tipa u uslovima optimalnog zalivanja, dok je nakon toga rast površine ćelija perikarpa manji kod *flacca* u poređenju sa divljim tipom. Pošto je najveća koncentracija ABA u perikarpu paradajza zabeležena 19 daa (Gillaspy i sar., 1993; Kojima, 2005), Nitsch i sar. (2012) su ukazali na to da bi stimulacija rasta ćelija pomoću ABA mogla da bude preko negativnog efekta na sintezu etilena, odlažući početak zrenja ploda kroz odlaganje rasta ploda. Kod zrelog ploda divljeg tipa u FI tretmanu ćelije većine slojeva su veće u odnosu na *flacca*, što doprinosi tome da je konačna debljina perikarpa kod *flacca* manja za oko 30% u poređenju sa divljim tipom. Do sličnih rezultata došli su i Nitsch i sar. (2012). Rezultati manje veličine perikarpa se objašnjavaju manjom veličinom ćelija u pojedinim slojevima perikarpa kod *flacca* u poređenju sa divljim tipom. Tako npr., slojevi nastali od E2 sloja (E2d, e, f) su manji i za 70% kod *flacca*, kao i ostali poslojevi sloja E2 (E2 a, b, c) ali u nešto manjem stepenu (do 60% manji kod *flacca*) u poređenju sa divljim tipom. U FI tretmanu kod divljeg tipa, najveći doprinos ukupnoj veličini perikarpa daju slojevi I3, E2a, E2b, a posebno E4 ($76390 \mu\text{m}^2$) i E3 ($780536 \mu\text{m}^2$), dok kod *flacca* najveći doprinos ukupnoj veličini perikarpa, kao i kod divljeg tipa, daju slojevi E2b, E3, I2a, a posebno E4 ($32671 \mu\text{m}^2$) i I3 ($33130 \mu\text{m}^2$), iako su više od dva puta manji kod zrelog ploda genotipa *flacca* u odnosu na divlji tip. Ukoliko uzmemo u obzir da gore pomenuti slojevi pripadaju

spoljašnjem perikarpu koji svojom veličinom u velikoj meri doprinose ukupnoj veličini perikarpa, manja veličina ćelija slojeva E2 u perikarpu je doprinela manjem perikarpu kod *flacca* u poređenju sa divljim tipom. Nešto manje razlike u veličini ćelija perikarpa su uočene u unutrašnjem perikarpu posmatranjem veličine ćelija u slojevima koji potiču od sloja I2, gde je uočeno da su ćelije svih slojeva koji potiču od I2 sloja manje za 50% kod *flacca* u odnosu na divlji tip, a slično je zabeleženo i u I2 i I1 sloju (60% manji kod *flacca*).

Objašnjenje razlika u veličini plodova i ćelija perikarpa divljeg tipa i *flacca* treba tražiti u načinu transporta asimilata do ploda, gde se smatra da transport putem floema igra ključnu ulogu u preraspodeli asimilata kod plodova paradajza (Zhang i sar., 2004). Iako je površina floema u peteljci ploda uz sam plod slična kod divljeg tipa i *flacca* u FI (Rančić, 2011) rast ploda je obično korelisan sa površinom lista, jer od procesa fotosinteze zavisi količina asimilata koja se doprema do plodova (Zhang i sar., 2004) a površina listova kod *flacca* je za oko 50% manja u poređenju sa divljim tipom (Dodd, 2009, Rančić, 2011) tako da se manja količina asimilata doprema do ploda kod *flacca*. Manja koncentracija ABA u plodovima kod *flacca* takođe može biti uzrok manje efikasnosti floema u peteljci ploda (Rančić, 2011) zbog poznate uloge ABA da privlači asimilate (Kojima i sar., 2005). Kod *flacca*, visina biljaka, sveža masa stabla i površina lista su za oko 50% manji u poređenju sa divljim tipom (Jones i sar., 1987, Dodd, 2003, Rančić, 2011, Nitsch i sar., 2012), što ukazuje na to da je ABA potrebna za vegetativni rast. Stoga još uvek nije jasno da li su razlike u veličini plodova divljeg tipa i *flacca* posledica direktnog efekta ABA na tkivo ili posledica viška etilena na razvoj vegetativnih organa (Sharp i sar., 2000), količine vode ili različite razvijenosti ksilema i floema koji svi zajedno neminovno utiču na rast ploda. Nitsch i sar. (2012) su ukazali na to da *flacca* mutacija može da utiče na formiranje aldehid oksidaze koja nastaje tokom sinteze auksina (Sagi i sar., 2002), pa stoga postoji mogućnost da auksin utiče na smanjenje rasta ploda. Takođe Gillaspay i sar. (1993) su ukazali na to da je konačna veličina ploda u direktnoj korelaciji sa brojem semena ploda *flacca*, odnosno da manja veličina ploda *flacca* može biti pripisana manjem broju semena, pošto je kod većine plodova koncentracija auksina veća u ćelijama semena nego u okolnim ćelijama (Gorguet i sar., 2005), a generalno je prihvaćeno da su auksini odgovorni za rast ćelija u tkivu ploda (Rayle i Cleli, 1992). Pošto su razvoj semena i plodova povezani i

sinhronizovani procesi, u razmatranjima uloge hormona u razvoju plodova treba uzeti u obzir njihovu koncentraciju u semenima, posebno auksina, giberelina i citokinina, jer od njih zavisi rastenje ne samo semena već i tkiva koja ih okružuju. Rezultati Pattison i Catala (2012) su pokazali da gradijent između spoljašnje i unutrašnje koncentracije auksina ubrzava ekspanziju ćelija placente koje okružuju semena i lokularne prostore.

6.5. Razviće i anatomska analiza ploda mutanta *flacca* u uslovima delimičnog sušenja korenova

Kod *flacca*, prema našoj studiji prečnik ploda intenzivno raste od 8. do 19. dana u PRD tretmanu i dostiže maksimalni rast kasnije u poređenju sa FI, ali ne dovodi do redukcije veličine ploda (Slika 119). Uticaj PRD na trajanje faze eksponencijalnog rasta i brzinu rasta ima odlučujuću ulogu u formiranju konačne veličine ploda. Suva masa zrelog ploda i procenat suve mase ploda kod *flacca* u PRD tretmanu se, u svim fazama razvoja ploda, ne razlikuju od odgovarajućih vrednosti u FI tretmanu (Slika 119). Rezultati ove studije za suhu masu ploda kod *flacca* u PRD tretmanu su u skladu sa rezultatima studije Rančić (2011), koja je ukazala na to da tretmani redukovanog zalivanja ne dovode do značajnog smanjenja suve mase ploda *flacca*, kao i na to da u PRD tretmanu *flacca* plodovi imaju veće vrednosti procenta suve mase u odnosu na divlji tip. Masa perikarpa zrelog ploda kao i masa placente sa semenima kod *flacca*, kao i kod divljeg tipa, je slična u PRD kao i u FI tretmanu (Slika 119). Slično kao i kod plodova divljeg tipa, veličina zrelih *flacca* plodova i masa perikarpa nisu manje u PRD tretmanu, iako PRD tretman kod *flacca* dovodi do smanjenja konačnog broja ćelija perikarpa za oko 20% što rezultuje tanjim perikarpom za 15%. Kod *flacca* u PRD konačan broj slojeva ćelija perikarpa iznosi 20-21 i formira se 42 daa (Slika 119), dok se kod divljeg tipa konačan broj slojeva perikarpa formira ranije tokom faze rasta, već oko 25 daa i u proseku iznosi 20 slojeva. Na osnovu ovih rezultata može se zaključiti da je strategija *flacca* u tretmanu PRD usporavanje deobe ćelija unutar perikarpa, odnosno usporavanje stvaranja novih slojeva perikarpa tokom faze deobe ćelija, ali i pojava dodatnih deoba ćelija tokom kasne faze rasta ćelija (do 45 daa), što rezultuje sličnim veličinama plodova u PRD i FI tretmanu tog genotipa.



Slika 119. Odgovor divljeg tipa i *flacca* na tretmane redukovano zalivanja. Svi efekti po kojima se genotipovi razlikuju prikazani su slovima zelene boje

Ovi rezultati ukazuju na to da deoba ćelija igra važnu ulogu u razlikama u konačnoj veličini ploda u odgovoru na tretmana navodnjavanja, kao i između divljeg tipa i *flacca*.

Smatra se da se efekat PRD na *flacca* ogleda u slabijem rastu ćelija tokom faze deobe ćelija i većim delom faze rasta ćelija, ali i u značajnom kasnom rastu blizu faze zrenja ploda u već formiranim slojevima (npr. E3, E4, I3) kao i onim koji su kasnije nastali (E2a, E2b, E2c, I2a, I2b i I2c). To može da objasni redukciju u rasteњу tokom dužeg perioda razvoja perikarpa pod uticajem PRD i kasniji rast mase ploda i perikarpa u PRD tretmanu. U kasnijim fazama razvoja *flacca* plodova, prvi formirani slojevi perikarpa (E2a, E2b, E4, I2a, I2c) brže rastu i odlikuju se krupnijim ćelijama u PRD nego u FI tretmanu, što je suprotno u poređenju sa divljim tipom gde je zabeležena redukcija (Slika 120). Ostali slojevi ćelija uglavnom pokazuju slične vrednosti površine ćelija između PRD i FI tretmana kod *flacca*, što zajedno sa prethodno pomenutim rastom doprinosi sličnoj veličini perikarpa. Ovo može da se objasni time da perikarp *flacca* u PRD prolazi kroz manji broj deoba ćelija u poređenju sa FI tretmanom, što omogućava da ćelije plodova genotipa *flacca* ranije počnu da rastu i imaju mogućnost da rastu u manje brojnoj kompetitivnoj populaciji, čime stiču i mogućnost da osvoje više asimilata.

Međutim, samo se nekoliko studija bavilo uticajem vodnog deficita na deobu ćelija u tkivu ploda, ali ni jedna nije rađena na plodovima paradajza (Ripoll i sar., 2014). U uslovima intenzivnog vodnog deficita, slabije usvajanje CO₂ zbog zatvorenih stoma negativno utiče na deobu ćelija, kao što je i uočeno u tkivu ploda paradajza (Bertin, 2005; Prudent i sar., 2010). Prethodna istraživanja PRD tretmana kod *flacca* (Prokić i Stikić, 2011, Milosavljević, 2012) ukazuju na to da se već 3 dana po uspostavljanju PRD tretmana stimuliše rast korena, kroz rast i dužine i površine korena što ukazuje na pozitivan efekat PRD tretmana kod *flacca*. Moguće je da je rast korena u PRD tretmanu kod *flacca* doprineo većem usvajanju vode i minerala iz zemljišta i kasnije većoj sintezi asimilata u sličnom obimu u FI i PRD tretmanu, s obzirom na to da je prema Milosavljević (2012) došlo do povećanja mase listova u PRD u poređenju sa FI tretmanom. Ova pojava može biti objašnjena pozitivnim uticajem ABA, s obzirom na to da kod *flacca* dolazi do povećanja koncentracije ABA u listovima u PRD tretmanu (Milosavljević, 2012). Kako nije došlo do redukcije suve mase plodova, verovatno nije

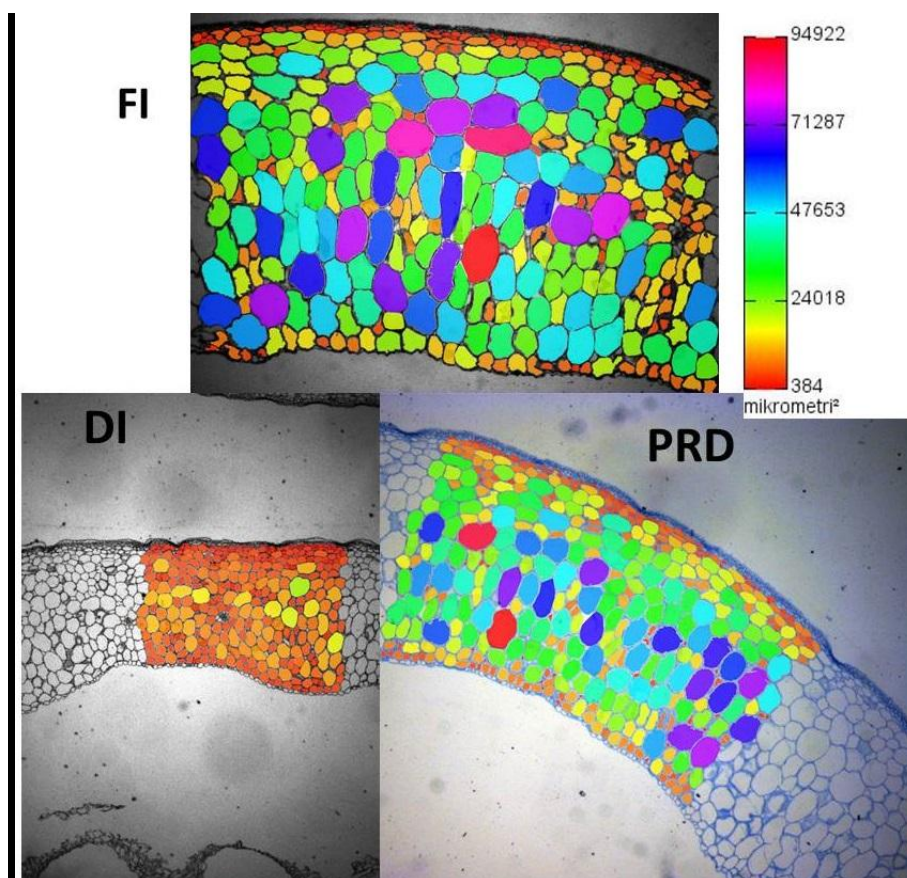
došlo do redukcije efikasnosti floemskog transporta ka plodu kod genotipa *flacca* u PRD tretmanu. To može da ukaže da je PRD tretman ispoljio pozitivno dejstvo na rast ploda kroz rast ćelija pomenutih slojeva perikarpa. Rezultati studije Milosavljević (2012) ukazuju na to da su vrednosti vodnog potencijala iste kod genotipa *flacca* u PRD i FI tretmanu u vegetativnoj fazi razvoja, što ukazuje na to da biljke u PRD tretmanu nisu bile izložene stresu u poređenju sa FI. Ukoliko bi se slični rezultati vodnog režima biljaka dobili i u generativnoj fazi (kao što je faza u kojoj su ispitivani genotipovi u našem eksperimentalnom sistemu), to bi moglo da objasni sličnu veličinu plodova kod *flacca* biljaka izloženih PRD i FI tretmanima.

6.6. Razviće i anatomska analiza ploda mutanta *flacca* u uslovima regulisanog deficita navodnjavanja

Svi negativni efekti DI tretmana na rast plodova koji su u ovoj studiji uočeni kod divljeg tipa, takođe su primećeni kod genotipa *flacca* (Slika 119). Manja konačna masa zrelih plodova i manji broj ćelija perikarpa u DI tretmanu su zabeleženi kod oba genotipa u sličnom stepenu. Međutim, odgovor divljeg tipa i *flacca* u DI tretmanu se razlikovao u pogledu razvoja ćelija perikarpa. Negativni uticaj DI tretmana na rast ćelija je bio izraženiji kod *flacca* nego kod divljeg tipa, a do njega je došlo već tokom rane faze deobe ćelija. Uticaj DI tretmana na rast ćelija bio je isti u spoljašnjem i unutrašnjem perikarpu (Slika 120). Usporavanje, kasnije javljanje deoba ćelija u perikarpu kod genotipa *flacca* u DI, može opravdati sporiji, zakasneli rast ćelija. Raniji efekat DI tretmana kod *flacca* na deobu ćelija može se objasniti činjenicom da deoba ćelija nije stimulisana ABA (Mambelli i Setter, 1998), dok se suprotno desilo kod divljeg tipa. Iako u našim ispitivanjima nije obavljeno merenje koncentracije ABA kao ni pokazatelja vodnog režima biljaka, može se na osnovu rezultata Milosavljević (2012) pretpostaviti da su biljke u DI tretmanu bile izložene većem stepenu stresa suše u odnosu na PRD biljke, a što je rezultiralo i većom koncentracijom ABA.

Kod *flacca*, broj slojeva perikarpa 3 daa je sličan u FI i DI tretmanu. U FI tretmanu konačan broj slojeva perikarpa u ovoj studiji je zabeležen 20 daa, dok se u DI tretmanu novi slojevi formiraju do 44 daa, ukazujući na odložene deobe ćelija koje se javljaju u perikarpu kod *flacca*. U PRD tretmanu, kod divljeg tipa i *flacca* zadržava se isti broj slojeva ćelija tokom razvoja ploda, dok u DI tretmanu perikarp kod *flacca* ima manji

broj slojeva nego divlji tip tokom svih razvojnih faza ploda. U većini slojeva perikarpa *flacca* plodova zabeležena je značajno manja veličina ćelija kod oba tretmana (PRD i DI) u poređenju sa divljim tipom, što se od 20 daa odrazilo na smanjenjem debljine perikarpa (**Slika 120**).



Slika 120. Uticaj PRD i DI na rast perikarpa kod *flacca*, skale veličine u različitim bojama ukazuju na odnose u veličini ćelija perikarpa koje su prikazane površinom u μm^2 , i u fazi starosti ploda od 20 daa.

7. ZAKLJUČCI

1. Na osnovu morfo-anatomske analize rastenja plodova se mogu razdvojiti 3 osnovne faze u razvoju plodova kod sorte Ailsa Craig i mutanta *flacca* i to: faza deobe ćelija ploda, faza rastenja ćelija ploda i faza dostizanja konačne veličine i sazrevanja plodova. Brzina i trajanje ovih faza se razlikuju u zavisnosti od genotipa i tretmana kome su oni bili izloženi (optimalni uslovi vodnog režima, delimično sušenje korenova i deficit navodnjavanja).

2. Na osnovu uporedne analize morfo-anatomskih rezultata dobijenih klasičnom metodom atomske analize preparata i novom metodom maceracije tkiva pomoću enzima pektinaze, se može zaključiti da se obe metode mogu uspešno koristiti u istraživanjima rasta plodova. Konačne srednje vrednosti obima i prečnika ćelija ploda sorte Ailsa Craig divljeg tipa u optimalnim uslovima vodnog režima i dobijene maceracijom perikarpa iznose 1070 ± 26 i 385 ± 9 μm , dok su slične vrednosti za obim (1083 ± 18 μm) i prečnik (311 ± 5 μm) dobijene sa klasičnih anatomskih preseka.

3. Dinamika rastenja plodova sorte Ailsa Craig gajene u optimalnim uslovima vodnog režima se razlikuje u toku ispitivanog perioda. Najbrže su rasli u periodu od od 3. do 33. dana posle antezisa, sa maksimalnom brzinom od 1,7 mm/danu koja je izmerena 15-tog dana posle antezisa.

4. Na osnovu vrednosti izmerenih morfo-anatomskih parametara može se zaključiti da se deoba ćelija u plodovima optimalno zalivanih biljaka Ailsa Craig prekida u periodu od 10-20 daa, kada plodovi dostižu 10% od svoje konačne mase. Nakon ove faze počinje faza ubrzanog rasta ploda, koja se ogleda značajnim povećanjem veličine ploda, mase placente i mase perikarpa i koja traje do 42-tog dana posle antezisa. Zatim sledi faza koja rezultira konačnom veličinom plodova i metaboličkim promenama u toku kojih će doći do sazrevanja plodova.

5. Morfo-anatomska ispitivanja ćelija perikarpa su pokazala da ćelije ploda sorte Ailsa Craig u optimalnim uslovima vodnog režima biljaka dostižu 22–31% konačne površine

tokom faze deobe ćelija, a 69–78% tokom faze rasta ćelija. Merenja površina ćelija perikarpa su pokazala i da su se ona u toku raste uvećala 390 puta i kod zrelog ploda dostigla vrednosti od $90.048,9 \mu\text{m}^2$. Sličan trend rasta utvrđen je i za parametre obima i prečnika ćelija od 5 do 55 daa, a najintenzivniji rast zabeležen je od 12 do 20 daa, kada su se obim i prečnik ćelija uvećali za oko 20 puta.

6. Na osnovu dobijenih rezultata analize perikarpa može se zaključiti kako dolazi do rasta i konačne veličine perikarpa i ploda paradajza, kao i na procese koji su u njihovoj osnovi. Rezultati su pokazali da je perikarp izgrađen od prosečno 7 inicijalnih slojeva koji čine unutrašnji i spoljašnji deo perikarpa, i da se u (E1) i endokarpu (I1) dešavaju antiklinalne deobe koje omogućavajući rast ploda povećanjem broja ćelija, dok se u subepidermalnom sloju (E2) i sloju iznad (I2) dešavaju nekoliko puta periklinalne deobe ćelija koje doprinose povećanju broja slojeva ćelija u perikarpu. Oba tipa deoba doprinose ukupnom rastu veličine perikarpa i ploda.

7. Ispitivanja efekata metoda deficita navodnjavanja (delimičnog sušenja korenova - PRD i deficita navodnjavanja – DI) su pokazala da ovi tretmani različito utiču na plodove sorte Ailsa Craig. Biljke koje su rasle u PRD tretmanu (zalivane sa 70% od potreba vode za zalivanje u optimalnim uslovima - FI) su formirale plodove koji nisu pokazali redukciju u veličini i masi ploda u poređenju sa FI. Sa druge strane u DI tretmanu (60% od potreba vode za zalivanje u FI) je došlo do značajne redukcije u veličini ali ne i suvoj masi plodova. Ovi rezultati ukazuju da se PRD metodom, koja indukuje odgovarajuće adaptivne reakcije paradajza na sušu, mogu ostvariti uštede u količini vode za navodnjavanje (30%) a da pri tome ne dođe do smanjenja veličine plodova i mase plodova, a što je od značaja za prinos paradajza u uslovima suše.

8. Na osnovu citološke analize može se zaključiti o sličnostima i razlikama efekata ispitivanih PRD i DI tretmana na plodove Ailsa Craig. Redukovani deficit navodnjavanja (DI) i stepen suše kome su biljke bile izložene izazvao je smanjenje trajanja faze eksponencijalnog rasta plodova, to je zatim doprinelo manjoj masi perikarpa (raniji prestanak procesa rasta i manji prečnik ćelija) i manjoj svežoj masi ploda. To se međutim nije odrazilo na maksimalnu brzinu rasta ploda, suhu masu ploda i

masu placente sa semenima. U PRD tretmanu je, u poređenju sa DI, uočen sličan stepen redukcije veličine ćelija u slojevima spoljašnjeg perikarpa (E2a-g, E3, E4) ali ne i rasta i veličine unutrašnjeg perikarpa, što je verovatno doprinelo rastu ukupne mase perikarpa i održanju veličine plodova.

9. Poređenja plodova ispitivane sorte Ailsa Craig kao divljeg tipa i njenog mutanta *flacca* koji je deficitaran u koncentraciji abscisinske kiseline - ABA (ključnog hormona za reakcije biljaka u uslovima suše) su u optimalnim uslovima vodnog režima biljaka pokazala da *flacca* ima značajno manje vrednosti skoro svih izmerenih morfoloških, anatomskih i citoloških parametara od svog divljeg tipa (sa optimalnom koncentracijom ABA).

10. Analiza dinamike procesa raste je pokazala da je faza eksponencijalnog rasta plodova divljeg tipa trajala oko 50% duže, dok je brzina rasta ploda bila za 30% veća nego kod genotipa *flacca*. To je rezultiralo time da su plodovi divljeg tipa imali za 60% veću svežu masu, za 30% veći prečnik i za 70% veću suhu masu ploda i masu perikarpa od *flacca* mutanta. Procenat suve mase ploda je veći u plodovima genotipa *flacca* nego u plodovima divljeg tipa i to za 44%. S obzirom na to da za većinu merenih morfoloških parametara ploda postoje značajne razlike između divljeg tipa i *flacca*, možemo pretpostaviti da su ove osobine direktno zavisne od koncentracije ABA li od njenog indirektnog uticaja preko interakcije ABA sa drugim signalnim molekulima, npr. auksinima, giberelinima, etilenom. U uslovima optimalnog zalivanja plodovi biljaka divljeg tipa i *flacca* se značajno razlikuju u prečniku, svežoj i suvoj masi, masi perikarpa i placenti i brzini rasta, ali je kod oba genotipa sličan odnos mase perikarpa i mase ploda. Faza eksponencijalnog rasta plodova divljeg tipa traje oko 50% duže, a brzina rasta ploda je za 30% veća nego kod genotipa *flacca*, što rezultuje time da plodovi divljeg tipa imaju veću svežu masu ploda za 60%, veći prečnik ploda za 30%, veću suhu masu ploda i veću masu perikarpa za 70%. Jedina osobina u kojoj nisu utvrđene razlike je bio odnos mase perikarpa i plodova. Iako nije merena koncentracija ABA u plodovima, uočene razlike između genotipova koji se razlikuju u sposobnosti sinteze ABA ukazuju na značaj ovog hormona ne samo za sazrevanje plodova paradajza, već i za rast njegovih ćelija.

11. Na osnovu citološke analize može se zaključiti da je redukcija veličine ploda i debljine perikarpa kod *flacca* u odnosu na plodove biljaka divljeg tipa, rezultat manjeg broja ćelija perikarpa (za oko 40%), manjeg obima i prečnika ćelija (za oko 20%), kao i površine ćelija u slojevima unutrašnjeg (za oko 50%) i spoljašnjeg perikarpa (za oko 70%). Na osnovu ove analize može se zaključiti i da postoji visok stepen deoba ćelija u slojevima koji potiču od sloja E2 (subepidermalnog sloja), dok se u plodovima *flacca* u istim uslovima slojevi E2j i E2i uopšte ne formiraju. I pored toga broj slojeva u perikarpu *flacca* je bio neznatno manji (ukupno 20) u poređenju sa divljim tipom (ukupno 22 slojeva perikarpa). Ovi rezultati o broju i veličini ćelija perikarpa u FI tretmanu ukazuju na to da su deoba i rast ćelija perikarpa kod *flacca* značajno manji u poređenju sa divljim tipom.

12. Kod *flacca* genotipa primejeni tretmani deficita navodnjavanja (PRD i DI) ne utiču na masu perikarpa, masu placente sa semenima, promenu suve mase ploda i procenat suve mase ploda kao ni na odnos mase perikarpa. U DI tretmanu je izmerena slična brzina rasta ploda u poređenju sa FI, ali je manja dužina faze eksponencijalnog rasta verovatno bila presudna u determinaciji konačne veličine ploda. Sa druge strane, iako PRD smanjuje brzinu rasta ploda, masa i prečnik ploda, masa perikarpa i masa placente sa semenima u poređenju sa FI tretmanom ostaju nepromenjeni. Može se zaključiti da je PRD tretman ispoljio pozitivno dejstvo na rastenje plodova *flacca* kroz pozitivni uticaj na kasniji rast ćelija perikarpa.

13. Veličina zrelih *flacca* plodova i masa perikarpa su slične u FI i PRD tretmanu, iako je citološka analiza pokazala da PRD tretman kod *flacca* dovodi do smanjenja konačnog broja ćelija perikarpa za oko 20%, i da to rezultira tanjim perikarpom i mezokarpom. Na osnovu citoloških analiza može se zaključiti da je strategija razvoja plodova *flacca* u PRD usporavanje deobe ćelija unutar perikarpa, odnosno usporavanje stvaranja novih slojeva perikarpa tokom faze deobe ćelija, ali i pojava dodatnih deoba ćelija tokom kasne faze rasta ćelija. Na osnovu ovoga se može zaključiti da deoba ćelija verovatno ima presudnu ulogu u determinaciji konačne veličine plodova u različitim tretmanima navodnjavanja. Ukupnom rastu ploda u PRD kod *flacca* doprinosi i kasniji rast ćelija

koje pripadaju slojevima E2a, E2b, E4, I2a, I2c, specifičnost ćelija tih slojeva je da u početku slabije rastu dok su u fazi zrenja značajno veće od ćelija istih slojeva u FI tretmanu kod *flacca*.

14. DI tretman je uticao na redukciju broja ćelija perikarpa, površinu, obim i prečnik ćelija ploda *flacca*. Kod *flacca* se redukcija svih citoloških parametara u DI tretmanu dešavala ranije i intenzivnije u odnosu na PRD tretman. To je doprinelo razvoju značajno manjih plodova u DI tretmanu u poređenju sa PRD i FI tretmanima. U ranijim fazama razvoja ploda, DI tretman kod *flacca* negativnije utiče na deobu ćelija i njihov rast u poređenju sa divljim tipom, dok su u fazi zrelog ploda efekti DI tretmana slični kod oba genotipa. Sličnosti između genotipova u DI se javljaju usled pojave kasnijih deoba ćelija u perikarpu kod genotipa *flacca* u DI, a samim tim i kasnijim ali sporijim rastom ćelija.

15. Za istraživanja u ovoj doktorskoj disertaciji su primenjene dve najsavremenije anatomske metode (metoda maceracije tkiva pomoću enzima pektinaze i metoda kvantifikacije u histološkim presecima). Na osnovu sličnosti dobijenih rezultata u njihovoj primeni se može zaključiti da se obe metode mogu uspešno koristiti za kvantitativnu analizu ćelija ploda paradajza. Rezultati merenja veličine ćelija sa histoloških preseka pružaju sveobuhvatniju sliku veličine ćelija perikarpa, jer je ovom metodom bilo moguće pratiti karakteristike ćelija koje pripadaju različitim slojevima, ali se sa ovih preparata ne dobija poprečni presek koji najbolje pokazuje veličinu ćelije. Merenja ćelija iz rastvora pektinaze pokazuje realnije vrednosti za parametre koji se odnose na veličinu ćelija. Zbog toga se preporučuje primena obe metode za ispitivanje rasteanja ne samo ploda paradajza, već i drugih poljoprivrednih kultura. Metode se mogu primeniti i za potrebe optimizacije različitih agrotehničkih mera ili ispitivanje dejstva različitih abiotičkih i biotičkih stresnih faktora na rasteanje plodova.

8. LITERATURA

- Adams, P, Ho, LC (1989) Effects of constant fluctuating salinity on the yield, quality and calcium status of tomatoes. *J Hortic Sci* 64: 725–732.
- Adams, SR, Cockshull KE, Cave CRJ. (2001). Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. *Annals of Botany* 88: 869–877.
- Ahmadi, S.H., Andersen, M.N., Plauborg, F., Poulsen, R.T., Jensen, C.R., Sepaskhah, A.R., Hansen, S. (2010). Effects of Irrigation Strategies and Soils on Field Grown Potatoes: Yield and water productivity. *Agricultural Water Management* 97, 1923-1930.
- Albacete, A, Ghanem, ME, Martinez-Andujar, C, Acosta, M, Sanchez-Bravo, J, Martinez, V. (2008). Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *J Exp Bot.* 59:4119–31.
- Aloni, R. (1995). The induction of vascular tissues by auxin and cytokinin. In: Davies PJ, ed. *Plant hormones. Physiology, biochemistry and molecular biology.* Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 531–546.
- Alves, A. C., Setter, T. L. (2004). Response of Cassava Leaf Area Expansion to Water Deficit: Cell Proliferation, Cell Expansion and Delayed Development, *Annals of Botany* 94: 605–613.
- Andrews, J., Malone, M., Thompson, D.S., Burton, K.S. (2000) Peroxidase isozyme patterns in the skin of maturing tomato fruit. *Plant Cell and Environment*, 23(4): 415
- Andrews, J., Adams, S. R. Burton, K. S. i Evered, C. E. (2002) Subcellular localization of peroxidase in tomato fruit skin i the possible implications for the regulation of fruit growth, *Volume 53, Issue 378*, 2185-2191
- Antolín, M.C., Baigorri, H., De Luis, I., Aguirrezábal, F., Geny, L., Broquedis, M. and Sánchez-Díaz, M. (2003) ABA during reproductive development in non-irrigated grapevines cv. Tempranillo. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 9, 169–176.
- Antolín, M.C., Ayar, M., Sanchez-Diaz, M. (2006) Effects of partial rootzone drying on yield, ripening and berry ABA in potted Tempranillo grapevines with split roots. *Aust J Grape Wine Res* 12, 13-20.
- Antoni, R., Rodriguez, L., Gonzalez-Guzman, M., Pizzio, G.A., Rodriguez, P.L. (2011) News on ABA transport, protein degradation, and ABFs/WRKYs in ABA signaling. *Current Opinion in Plant Biology* 14, 547–553.

- Araki, T., Kitano, M., Eguchi, H. (1997). Respiration, sap flux, water balance and expansive growth in tomato fruit, *Biotronics*, 26, 95-102.
- Atta-Aly, M.A., Riad, G.S., Lacheene, Z. El-S. i El-Beltagy, A.S. (1999) Early ethrel application extend tomato fruit cell division i increase fruit size i yield with ripening delay, *Journal of plant growth regulation*, 18: 15-24
- Atta-Aly MA (1988) Effect of saline growing conditions on the postharvest properties of tomatoes. PhD thesis, Department of Horticulture, Faculty of Agriculture, Ain Shams University, Cairo, pp 60–100
- Balbi, V, Lomax TL (2003) Regulation of early tomato fruit development by the diageotropica gene. *Plant Physiology* 131:186-197.
- Bangerth, F. and Ho, L.C. (1983) Fruit position and fruit set sequence in a truss as factors determining final size of tomato fruits. *Annals of Botany* 53: 315–319
- Bargel, H. i Neinhuis, C. (2005) Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit growth and ripening as related to the biomechanical properties of fruit skin i isolated cuticle, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 56, No. 413, 1049–1060
- Benton, J. Jr. (1999) *Tomato Plant Culture: In the Field, Greenhouse, i Home Garden*. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C.
- Behboudian, M.H., Lawes, G.S. & Griffiths, K.M. 1994. The influence of water deficit on water relations, photosynthesis and fruit growth in Asian pear (*Pyrus serotina* Rehd.). *Scientia Horticulturae* 60: 89-99.
- Bertin, N. Gautier, H. i Roche, C. (2002) Number of cells in tomato fruit depending on fruit position and source-sink balance during plant development, *Plant Growth Regulation*, Volume 36, Issue 2, pp 105-112
- Bertin, N., Genard, M. i Fishman, S. (2003) A Model for an Early Stage of Tomato Fruit Development: Cell Multiplication i Cessation of the Cell Proliferative Activity, *Annals of Botany*, Vol. 92, Issue 1, 65
- Bertin N. (2005) Analysis of the Tomato Fruit Growth Response to Temperature i Plant Fruit Load in Relation to Cell Division, Cell Expansion i DNA Endoreduplication, *Annals of Botany* 95: 439–447
- Bertin, N., Lecomte, A., Brunel, B., Fishman, S., Genard, M. (2007). A model describing cell polyploidization in tissues of growing fruit as related to cessation of cell proliferation, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 58, No. 7, pp. 1903–1913.

- Bertin, N., Causse, M., Brunel, B., Tricon, D. i Genard, M. (2009) Identification of growth processes involved in QTLs for tomato fruit size and composition, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 60, No. 1, pp. 237–248
- Beruter, J. (1983). Effect of Absciscic Acid on Sorbitol Uptake in Growing Apple Fruits *Journal of Experimental Botany*. Vol. 34, No. 143, pp. 737-743, June
- Beyer, E.M., Morgan, P.W. (1971). Abscission: the role of ethylene modification of auxin transport. *Plant Physiology* 48, 208-212.
- Blanpied GD (1972) A study of ethylene in apple, red raspberry and cherry. *Plant Physiol* 49:627–630.
- Bohner, J. i Bangerth, F. (1988a) Effects of fruit set sequence i defoliation on cell number, cell size i hormone levels of tomato fruits (*Lycopersicon esculentum* Mill.) within a truss *Plant Growth Regulation* 7: 141-155
- Bohner, J. and Bangerth, F. (1988b) Cell number, cell size and hormone levels in semi-isogenic mutants of *Lycopersicon pimpinellifolium* differing in fruit size. *Physiologia Plantarum* 72: 316–320.
- Botellaa, M. A., del Amor b, F., Amoro´s a, A., Serranoa, M., Marti´nezb, V., Cerda´b, A. (2000) Polyamine, ethylene and other physico-chemical parameters in tomato (*Lycopersicon esculentum*) fruits as affected by salinity, *Physiologia plantarum* 109: 428–434.
- Bünger-Kibler S. and Bangerth, F. (1983) Relationship between cell number, cell size and fruit size of seeded fruits of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill., and those induced parthenocarpically by the application of plant growth regulators. *Plant Growth Regulation* 1: 143–154.
- Bourdon, M., Frangne, N., Mathieu-Rivet, E., Nafati, M., Cheniclet, C., Renaudin, J.P., i Chevalier, C. (2010) Endoreduplication and Growth of Fleshy Fruits, U. Lüttge i sar. (eds.), *Progress in Botany* 71, DOI 10.1007/978-3-642-02167-1_4, # Springer, Verlag Berlin Heidelberg
- Bradford, K.J. (1983) Water Relations and Growth of the *flacca* Tomato Mutant in Relation to Absciscic Acid'. *Plant Physiol.* (1983) 72, 251-255
- Bray, E. A. (1997). Plant responses to water deficit, *Trend in plant science*, Vol. 2, No. 2
- Bray, E. A. (2001). Plant Response to Water-deficit Stress, Secondary article, *Encyclopedia of life science*, Pp. 1-5.

- Brenner, M. L. (1989) Hormonal control of assimilate partitioning: regulation in the sink. *Acta Hort.*, 239, 141–148.
- Brown, R. i Rickless, P. (1949). A new method for the study of cell division i cell extension with some preliminary observations on the effect of temperature i nutrients. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 136:110-125
- Bussièrès, P. (1993) Potential dry matter and water import rates in the tomato fruit in relationship to fruit size. *Annals of Botany* 72, 63-72.
- Bustan A, Erner Y, Goldschmidt EE. (1995). Interactions between developing Citrus fruit and their supportive vascular system. *Annals of Botany* 76, 657–666.
- Buta, J.G. and Spaulding, D.W. (1994) Changes in indole-3-acetic acid and abscisic acid levels during tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit development and ripening. *Journal of Plant Growth Regulation* Volume 13, 163-166.
- Boyer, S.J (1988) Cell enlargement and growth-induced water potentials, *Physiologia Plantarum*, Volume 73, Issue 2, pages 311–316, June 1988
- Bročić, Z., Jovanovic, Z., Stikic, R., Radovic, B.V., i Mojevic, M., 2009. Partial root drying: new approach for potato irrigation. *Cereal Research Communications (Supplement S)* 37, 229–232.
- Cano-Medrano, R. i Darnel, R. L. (1997) Cell Number i Cell Size in Parthenocarpic vs. Pollinated Blueberry (*Vaccinium ashei*) Fruits, *Annals of Botany*, Volume 80, Issue 4, 419-425.
- Chalmers, D.J. (1989). A physiological examination of regulated deficit irrigation. *NZ J. Agric. Sci.* 23, 44–48.
- Caspari, H.W., T.C. Einhorn, B.G. Leib, C.A. Redulla, P.K. Andrews, L. Lombardini, T. Auvil, i J.R.McFerson (2004a) Progress in the development of partial rootzone drying of apple trees. *Acta Horticulture* 664:125-132.
- Caspari, H.W., S. Neal, and P. Alspach. (2004b) Partial rootzone drying. A new deficit irrigation strategy for apple? *Acta Horticulture* 646:93–100.
- Catala C, Rose JKC, Bennett AB. (2000). Auxin-regulated genes encoding cell wall-modifying proteins are expressed during early tomato fruit growth. *Plant Physiology* 122, 527–534.
- Chen, G., S. Lips, H. i Sagi, M. (2002) Biomass production, transpiration rate i endogenous abscisic acid levels in grafts of flacca i wild-type tomato (*Lycopersicon esculentum*) *Functional Plant Biology* 29 (11), pp. 1329 - 1335

- Chen, G., Shi, Q., Lips, S.H. i Sagi, M. (2003) Comparison of growth of *flacca* i wild-type tomato grown under conditions diminishing their differences in stomatal control, Plant Science, Volume 164, Issue 5, May 2003, Pages 753–757
- Cheng, G. (1991) Changes in Developing Strawberry Fruit: I. Cell Division i Enlargement: i H. Biosynthesis of Anthocyanins i Other Phenolics i Activity of Associated Enzymes, PhD thesis
- Cheng, G. W., Breen, J. i Patrick, J. (1992) Cell Count i Size in Relation to Fruit Size among Strawberry Cultivars, American Soc. Hort. Sci. 117(6):946-950
- Chevalier, C. (2007) Cell cycle control and fruit development. In: Inze´ D. ed. Cell cycle control and plant development, Annual Plant Reviews. Oxford: Blackwell Publishing, 32: 269–293.
- Chevalier, C., Nafati, M., Mathieu-Rivet, E., Bourdon, M., Frangne, N., Cheniclet, C., Jean Renaudin, J.-P., Gévaudant F. i Hernould, M. (2010) Elucidating the functional role of endoreduplication in tomato fruit development, Annals of Botany, Volume 107, Issue 7, Pp. 1159-1169
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J. i Rodrigues, M.L. (2002) How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. Annals of Botany. 89, 907–916.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P. i Pereira, J. S. (2003) Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant, Functional Plant Biology 30(3) 239 - 264
- Cheniclet, C., Rong, W. Y., Causse, M., Frangne, N., Bolling, L., Carde, J.P., i Renaudin J.-P. (2005) Cell Expansion i Endoreduplication Show a Large Genetic Variability in Pericarp i Contribute Strongly to Tomato Fruit Growth, Plant physiology, Vol. 139, pp.1984-1994
- Chiarini, F. Gloria Barboza, G. (2007). Anatomical study of different fruit types in Argentine species of Solanum subgen. Leptostemonum (Solanaceae), Anales del Jardín Botánico de Madrid, Vol. 64(2): 165-175
- Clarkson, D.T., Carvajal, M., Henzler, T., Waterhouse, R.N., Smyth, A.M., Cooke, D.T., Steudle, E. (2000). Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects on nutrient stress. Journal of Experimental Botany 51, 61-70.
- Cookson SJ, Radziejowski A, Granier C. 2006. Cell and leaf size plasticity in Arabidopsis: what is the role of endoreduplication? Plant, Cell and Environment 29, 1273–1283.

- Coombe, B. (1976). The development of fleshy fruits. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 27, 507-528
- Cohen, A. & Goell, A. (1988) Fruit growth and dry matter accumulation in grapefruit during periods of water with holding and after reirrigation. *Australian Journal of Plant. Physiology* 15: 633-639.
- Cong, B., Jiping, L., i Tanksley, S. D. (2002) Natural alleles at a tomato fruit size quantitative trait locus differ by heterochronic regulatory mutations, vol. 99, No. 21, pp. 13606–13611
- Considine, J. A. i Knox, B. R. (1981) Tissue Origins, Cell Lineages and Patterns of Cell Division in the Developing Dermal System of the Fruit of *Vitis vinifera* L., *Planta* 151:403-412
- Cooper, D. C. (1927) Anatomy and Development of Tomato Flower Source: *Botanical Gazette*, Vol. 83, No. 4, pp. 399-411
- Cornish, K. i Zeevaart, J.A.D. (1988) Phenotypic Expression of Wild-Type Tomato and Three Wilty Mutants in Relation to Abscisic Acid Accumulation in Roots and Leaflets of Reciprocal Grafts. *Plant Physiology* 87, 190-194.
- Cosgrove DJ. (1987). Wall relaxation in growing stems comparison of four species and assessment of measurement techniques. *Planta* 171: 266–278.
- Costagli, G., R. Gucci, and H.F. Rapoport. 2003. Growth and development of fruits of olive ‘Frantoio under irrigated and rainfed conditions. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 78:119–124.
- Cosgrove DJ. (1993). Wall extensibility: its nature, measurement and relationship to plant cell growth. *New Phytologist* 124, 1–23.
- Cowan, A.K., Richings, E. W., Cripps, R. F., i Cairns, A. L. P. (1997) Metabolic Control of Hass Avocado Fruit Growth, *South African Avocado Growers’ Association Yearbook* 1998. 21:48-51
- Cowan, A. K., Cripps, R. F., Richings, E. W. i Taylor, N. J. (2001) Fruit size: Towards an understiing of the metabolic control of fruit growth using avocado as a model system, *Physiologia plantarum* 111: 127–136.
- Cruz-Castillo, J.G., Woolley, D.J., Famiani, F. (2010) Effects of defoliation on fruit growth, carbohydrate reserves and subsequent flowering of ‘Hayward’ kiwifruit vines, *Scientia Horticulturae* 125 579–583
- DaPeng, Z., XueTeng, X., Zilian, Z. and Wensuo, J. (1997) Studies on the veraison mechanisms: physiological and biochemical responses of grape berries to

exogenous hormone treatment and girdling during the lag phase of berry growth. *Acta Horticulturae Sinica* 24, 1–7.

- Davies, W.J., Zhang, J.H., 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42: 55-76.
- Davies, W.J., Bacon, M.A., Thompson, D.S., Sobeigh, W., Rodriguez, L.G. (2000) Regulation of leaf and fruit growth in plants in drying soil: exploitation of the plant's chemical signalling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture. *Journal of Experimental Botany* 51, 1617-162.
- Davies, W.J, Wilkinson, S., Loveys, B.R. (2002) Stomatal control by chemical signaling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. *New Phytol.* 153, 449-460.
- Davies, W. J. and Zhang, J. and Yang, J. and Dodd, I. C. (2011) Novel crop science to improve yield and resource use efficiency in water-limited agriculture. *Journal of Agricultural Science*, 149. pp. 123-131.
- de Jong Maaïke, Celestina Mariani i Wim H. Vriezen (2009) The role of auxin and gibberellin in tomato fruit set, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 60, No. 5, pp. 1523–1532, *Perspectives on Plant Development Special Issue*
- de Jong Maaïke, Wolters-Arts Mieke, Garcia-Martinez Jose L., Mariani Celestina i Vriezen Wim H. (2011) The *Solanum lycopersicum* auxin response factor 7 (SlARF7) mediates cross-talk between auxin i gibberellin signalling during tomato fruit set i development, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 62, No. 2, pp. 617–626, 2011
- de la Hera, M.L., Romero, P., Gomez-Plaza, E. and Martinez, A. M. (2007) Is partial root-zone drying an effective irrigation technique to improve water use efficiency and fruit quality in field-grown wine grapes under semiarid conditions? *Agricultural Water Management*, 87, issue 3, p. 261-274.
- Deluc LG, Quilici DR, Decendit A, Grimplet J, Wheatley MD, Schlauch KA, Merillon JM, Cushman JC, Cramer GR. (2009). Water deficit alters differentially metabolic pathways affecting important flavor and quality traits in grape berries of Cabernet Sauvignon and Chardonnay. *BMC Genomics* 10, 212.
- de Koning ANM. (1994) Development and dry matter distribution in glasshouse tomato: a quantitative approach. PhD thesis, Wageningen Agriculture University, The Netherlands

- Devaux Marie-Francoise, Brigitte Bouchet, David Legli, Fabienne Guillon i Marc Lahaye (2008) Macro-vision i grey level granulometry for quantification of tomato pericarp structure, *Postharvest Biology i Technology* 47: 199-209
- Dodd IC, Davies WJ. (1996). The relationship between leaf growth and ABA accumulation in the grass leaf elongation zone. *Plant Cell Environ*: 19:1047–56.
- Dodd, I.C. (2005). Root-to-shoot signaling: assessing the roles of «up» in the up and down world of long-distance signalling in plants. *Plant Soil* 274, 251-270.
- Doerner, P. (2008). Signals and mechanisms in the control of plant growth. In 'Plant growth signaling'. (eds L Bögre, G Beemster) pp. 1-23. (Springer: Berlin Heidelberg).
- Dokoozlian, N.K. (2000) Grape Berry Growth and Development, in: Raisin Production Manual. University of California, Agricultural and Natural Resources Publication 3393, Oakland, CA., chapter 5, pp. 30-37
- Dorji, K., Behboudiana, M.H., Zegbe-Dominguez, J.A. (2005) Water relations, growth, yield and fruit quality of hot pepper under deficit irrigation i partial rootzone drying *Scientia Horticulturae* 104, 137–149
- dos Santos, T, Lopes CM i Rodrigues, ML (2007) Partial rootzone drying irrigation affects cluster microclimate improving fruit composition of 'Moscatel' field-grown grapevines. *Scientia Horticulturae* 112: 321–330.
- Dottori, N. i M. T. Cosa. (1999) Anatomía y ontogenia de fruto y semilla en *Solanum hieronymi* (Solanaceae). *Kurtziana* 27: 293-302.
- Dry, P. R., Loveys, B. R., Botting, D., and H. Düring (1996). Effects of partial root-zone drying on grapevine vigor, yield, composition of fruit, and use of water. *Proceedings of the 9th Australian Wine Industry Technical Conference*, 126-131.
- Dry, P.R., Loveys, B.R., (1999) Grapevine shoot growth and stomatal conductance are reduced when part of the root system is dried. *Vitis* 38, 151-156.
- Dry, P.R., Loveys B.R. i Düring, H. (2000) Partial drying of the rootzone of grape. II. Changes in the patterns of root development. *Vitis* 39, 9–12.
- Du T., Kang S., Zhang, J., Li F., Yan, B., (2008). Water use efficiency and fruit quality of table grape under alternate partial root-zone drip irrigation. *Agric Water Manage* 95, 659-668.
- Đaković, T. i Jovanović, Z. (2003) The role of cell wall peroxidase in the inhibition of leaf and fruit growth. *Bulg. J. Plant. Physiol. Special Issue* 264-272.

- Egea, G., (2008) Characterization and modelling of the agronomic and physiologic responses of almond trees to water deficit. PhD thesis (shortened version). Universidad Politécnica de Cartagena, Spain. 90 pp.
- Ehret, D.L. and Ho, L.C. (1986) Translocation of Ca in relation to tomato fruit growth. *Annals of Botany* 58, 679-688.
- EEA, "Impacts of Europe's changing climate", EEA Report No. 2 , 2004
- Else, M.A., Stankiewicz-Davies, A.P., Crisp, C.M., Atkinson, C.J. (2004) The role of polar auxin transport through pedicels of *Prunus avium* L. in relation to fruit development and retention. *Journal of Experimental Botany* 55, 2099–2109.
- Ezura, H. i Hiwasa-Tanase, K., (2010) Fruit Development, *Plant Developmental Biology - Biotechnological Perspectives*, Part 3, 301-318
- Fanwoua, J, de Visser, P., Heuvelink, E., Angenent, G., Yin, X., Marcelis, L., and Struik, P. (2012) Response of Cell Division and Cell Expansion to Local Fruit Heating in Tomato Fruit *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 137:294-301
- Fanwoua, J. de Visser, P. H. B., Heuvelink, E., Yin, X., Struik, P. C., Marcelis, L. F. M. (2013). A dynamic model of tomato fruit growth integrating cell division, cell growth and endoreduplication, *Functional Plant Biology*, 40, 1098–1114.
- Fereres, E., Goldhamer, D.A. i Parsons, L.R. (2003) Irrigatin water management of horticultural crops, *horticulture science*, Vol. 35 (5), pp. 1036-1042
- Fereres, E. i Soriano, M.A. (2007) Deficit irrigation for reducing agricultural water use. *Journal of Experimental Botany*, 58:147-159
- FAO (2007) SARD and Agro-ecology. Sustainable Agriculture and Rural Development (SARD) Policy, Brief 11. FAO, Rome.
- FAO (2009) Community-based forest resource conflict management, A Training Package. Vol. 1
- Faurobert, M., Mihr, C., Bertin, N., Pawlowski, T., Negroni, L., Sommerer, N. i Causse, M. (2007) Major Proteome Variations Associated with Cherry Tomato Pericarp Development and Ripening, *Plant Physiology*, Vol.143, pp.1327-1346
- Foolad, M. R. (2007) Current status of breeding tomatoes for salt and drought tolerance, Chapter 27, *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerant Crops*, 669–700. M.A. Jenks i sar. (eds.), Springer
- Frary, A., T.C. Nesbitt, S. Grandillo, E. van der Knaap, B. Cong, J.P. Liu, J. Meller, R. Elber, K.B. Alpert, and S.D. Tanksley. 2000. fw2.2: A quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science* 289:85–88.

- Fuchs, I., Philippar, K., Hedrich, R. (2006). Ion channels meet auxin action. *Plant Biology* 8:353–9.
- Gallardo, M, Turner NC, Ludwig C. (1994). Water relations, gas exchange and abscisic acid content of *Lupinus cosentinii* leaves in response to drying different proportions of the root system. *J. Exp. Bot.* 45, 909–918.
- Galpaz, N, Wang, Q, Menda, N, Zamir, D, Hirschberg, J. (2008) Abscisic acid deficiency in the tomato mutant high-pigment 3 leading to increased plastid number and higher fruit lycopene content. *Plant J* 53: 717–730
- Gelly, M., Recasens, I., Mata, M., Arbones, A., Rufat, J., Girona, J., Marsal, J., 2003. Effects of water deficit during stage II of peach fruit development and postharvest on fruit quality and ethylene production. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 78, 324–330.
- Genard, M., Bertin, N. Borel, C., Bussie`res, P., Gautier, H., Habib, R., Le´chaudel, M. Lecomte, A., Lescourret, F., Lobit, P. i Quilot, B. (2007) Towards a virtual fruit focusing on quality: modeling features and potential uses, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 58, No. 5, pp. 917–928.
- Gillaspy, G., Ben-David, H. i Gruissem W. (1993) Fruits: A developmental perspective, *The Plant Cell*, Vol. 5, 1439-1451
- Giovannoni, J.J. (2004) Genetic Regulation of Fruit Development and Ripening, *The Plant Cell*, Vol. 16, 170–180
- Girona, J., Marsal, J., Mata, A M., Arbones, A., De Jong, T. (2004) A comparison of the combined effect of water stress and crop load on fruit growth during different phenological stages in young peach trees. *J Hort Sci Biotech* 79, 308-315.
- Giuliano, G., Bartley, G.E. i Scolnik P.A. (1993) Regulation of carotenoid biosynthesis during tomato development. *Plant Cell*, 5(4): 379-87
- Gould, N, Morrison, DR, Clearwater, MJ, Ong S, Boldingh, HL, Minchin, PEH. (2013). Elucidating the sugar import pathway into developing kiwifruit berries (*Actinidia deliciosa*). *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* (in press).
- Gorguet, B, Van Heusden, AW, Lindhout, P. (2005) Parthenocarpic fruit development in tomato. *Plant Biol* 7: 131–139
- Granier, C. i Tardieu F. (1999) Water deficit and spatial pattern of leaf development: variability in responses can be simulated using a simple model of leaf development. *Plant Physiol* 119: 609–620

- Granier, C., Inze, D. i Tardieu, F. (2000) Spatial distribution of cell division rate can be deduced from that of p34^{cdc2} kinase activity in maize leaves grown at contrasting temperatures i soil water conditions. *Plant Physiology* 124: 1393–1402.
- Groot, S.P.C., Yperen, I.I.V. and Karssen, C.M., (1991). Strongly reduced levels of endogenous abscisic acid in developing seeds of tomato mutant sitiens do not influence in vivo accumulation of dry matter and storage proteins. *Physiol. Plant.*, 81: 73-78.
- Guang-Cheng Shao Zhan-Yu Zhang, Na Liu Shuang-En Yu i Weng-Gang Xing (2008) Comparative effects of deficit irrigation (DI) and partial rootzone drying (PRD) on soil water distribution, water use, growth and yield in greenhouse grown hot pepper, *Scientia Horticulturae*, Volume 119, Issue 1, 10 December 2008, Pages 11–16.
- Gucci, R., E.M. Lodolini i Rapoport, H.F. (2007). Productivity of olive trees with different water status and crop load. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 82:648–656.
- Gucci, R., Lodolini, M. E. i Rapoport, F. H. (2009) Water deficit-induced changes in mesocarp cellular processes i the relationship between mesocarp i endocarp during olive fruit development, *Tree Physiology* 29, 1575–1585
- Guichard, S., Bertin, N., Leonardi, C. i Gary, C. (2001) Tomato fruit quality in relation to water i carbon fluxes, *Agronomie* 21: 385-392.
- Guichard, S., Gary, C., Leonardi, C., and Bertin, N. (2005) Analysis of Growth and Water Relations of Tomato Fruits in Relation to Air Vapor Pressure Deficit and Plant Fruit Load. *Journal of Plant Growth Regulation* 24, 201–213.
- Guillemin, F., Devaux, M.-F. i Fabienne, G. (2004) Evaluation of plant histology by automatic clustering based on individual cell morphological features, *Image analysis i stereology*, 23, 13-22
- Guillon, F., Philippe, S., Bouchet, B., Devaux, M.F., Frasse, P., Jones, B., Bouzayen, M. i Lahaye, M. (2008) Down-regulation of an Auxin Response Factor in the tomato induces modification of fine pectin structure tissue architecture, *Journal of Experimental Botany* 59 (2): 273-88
- Hall, A. J., Minchin, P. E. H., Clearwater, M. J., Génard M. (2013) A biophysical model of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) berry development, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 64, No. 18, pp. 5473–5483.
- Hammami, S.B.M., Manrique, T. i Rapoport, H. F. (2011) Cultivar-based fruit size in olive depends on different tissue i cellular processes throughout growth, *Scientia Horticulturae*, Vol. 130, Issue 2, pp. 445–451

- Harada Takeo, Wakako Kurahashi, Masumi Yanai, Yuhyu Wakasa, Takashi Satoh (2005) Involvement of cell proliferation i cell enlargement in increasing the fruit size of *Malus* species, *Scientia Horticulturae*, Volume 105, Issue 4, Pages 447–456
- Hayashi, S, Tanabe, K. 1991. Basic knowledge of fruit tree culture. Tottori, Japan: Association Agriculture Press.
- Hayward, Herman Eliot (1938) The structure of economic plants Publisher: NewYork, Macmillan
- Herde, O, Pena Cortes H, Wasternack C, Willmitzer L, Fisahn J. (1999) Electric signaling and Pin2 gene expression on different abiotic stimuli depend on a distinct threshold level of endogenous abscisic acid in several abscisic acid-deficient tomato mutants. *Plant Physiol*,119:213–8.
- Higashi, K., Kazushige, Hosoya i Hiroshi Ezura (1999) Histological analysis of fruit development between two melon (*Cucumis melo* L. *reticulatus*) genotypes setting a different size of fruit, *Journal of Experimental Botany*, Volume 50, Issue 339, pp. 1593-1597
- Hill, M.O. (1974) Correspondence analysis: a neglected multivariate method. *Applied Statistics*, 23: 340-54.
- Ho, L.C., Sjut, V, Hoad, V. (1983) The effect of assimilate supply on fruit growth and hormone levels in tomato plants. *Plant Growth Regul*: 155-171
- Ho, L.C., Grange, R.I., Picken, A.J. (1987). Analysis of accumulation of water i dry matter in tomato fruit. *Plant Cell i Environment*, 15, 157-162
- Ho, L.C. (1992). Fruit growth and sink strength. In ‘Fruit and seed production. Aspects of development, environmental physiology and ecology’. (Eds C Marshall, J Grace) pp. 101–124. (Cambridge University Press: Cambridge)
- Ho, L.C. (1996). The mechanism of assimilate partitioning i carbohydrate compartmentation in fruit in relation to the quality i yield of tomato, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 47, Special Issue, pp. 1239-1243.
- Ho, L.C. (1999). The physiological basis for improving tomato quality. *Acta Hort*. 487:33-40.
- Hoche V, Sotta B, Maldiney R, Bonnet M, Miginac E. (1992) Changes in indole-3-acetic acid levels during tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seed development. *Plant Cell Rep*. 11:253–256.

- Holbrook NM, Shashidar VR, James RA and Munns R (2002) Stomatal control in tomato with ABA-deficient roots: response of grafted plants to soil drying. *Journal of Experimental Botany* 53, 1503-1514.
- Hsiao, T.C. and Xu , L.K. (2000). Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *J. Exp. Bot .* 51 : 1595-1661.
- Huala, E., and Sussex, I.M. (1993). Determination and Cell Interactions in Reproductive Meristems. *Plant Cell*; 5(10):1157–1165.
- Hussain, A., Black, C.R., Taylor, I.B., Roberts, J.A. (2000) Does an antagonistic relationship between ABA and ethylene mediate shoot growth when tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.) encounter compacted soil? *Plant, Cell and Environment* 23, 1217-1226.
- Imber, D. i Tal, M. (1970). Phenotypic reversion of *flacca*, a wilted mutant of tomato, by abscisic acid. *Science* 169, 592–593.
- Ilker, R., Spurr, A.R., Timm, H. (1977) Ethylene pretreatment and blackspot of potato tubers *Solanum tuberosum*: Histochemistry and histology of wound healing. *Z Pflanzenphysiol* 83:55–68
- IPCC (2007) Fourth Assessment Report: Climate Change Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007 B. Metz, O.R. Davidson, P.R. Bosch, R. Dave, L.A. Meyer (eds), http://www.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/wg3/en/contents.html
- Jackson, JE. 2003. *Biology of apples and pears*. Cambridge,UK: Cambridge University Press.
- Jarvis, M.C., Hall M.A., Threlfall, D.R. I Friend, J. (1981) The polysaccharide structure of potato cell walls: Chemical fractionation. *Planta*, 152 (2): 93-100.
- Jones, H.G., Sharp, C.S. i Higgs, K.H. (1987) Growth and Water Relations of Wilty Mutants of Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) *Journal of Experimental Botany* 38, (11) 1848-1856.
- Johnson, L. K., Malladi, A.,D. S. NeSmith (2011) Differences in Cell Number Facilitate Fruit Size Variation in Rabbiteye Blueberry Genotypes, *Journal of american society of horticulture science* 136(1):10–15.
- Joubès, J, Phan, T-H, Just D, Rothan, C, Bergounioux, C, Raymond, P., Chevalier, C. (1999) Molecular and biochemical characterization of the involvement of Cyclin-dependent kinase CDKA during the early development of tomato fruit. *Plant Physiol* 121:857–869

- Kang, S., Hu X., Goodwin, I., Jerie, P. (2002) Soil water distribution, water use, and yield response to partial root zone drying under shallow groundwater table condition in a pear orchard. *Scientia Horticulturae* 92, 277-291.
- Kang, S. i Zhang, J. (2004) Controlled alternate partial rootzone irrigation: its physiological consequences and impact on water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*. 55:2437-2446.
- Katerji, M., Mastrorilli, M. i Hamdy, A. (1993) Effects of water stress at different growth stages on pepper yield. *Acta Horticulture* 335, 165-171.
- Katz, R.W. and Glantz, M.H. (1977), "Rainfall statistics, drought and desertification in Sahel", in *Desertification in Sahel*, (M.H.Glantz, ed.), pp.80-102. Westview Press, Boulder, Col.
- Kirda, C., Cetin, M., Dasgan, Y., Topcu, S., Kaman, H., Ekici, B., Derici, M.R. i Ozguven, A.I. (2004). Yield response of greenhouse grown tomato to partial root drying and conventional deficit irrigation, *Agricultural Water Management* 69, 191-201.
- Kirda, C., Topcu, S., Kaman, H., Ulger, A.C., Yazici, A., Cetin, M., Derici, M.R. (2005). Grain yield response and N-fertiliser recovery of maize under deficit irrigation. *Field Crops Research*, 93: 132-141.
- Kojima, K., Kuraishi, S., Sakurai, N. i Fusao K. (1993) Distribution of abscisic acid in different parts of the reproductive organs of tomato. *Scientia Hortic.* 56, 23-30.
- Kojima, K., Yamada, Y.i Yamamoto, M. (1995) Effects of Abscisic Acid Injection on Sugar and Organic Acid Contents of Citrus Fruit. *J.Japan Soc.Hort. Sci.* 64, (1) 17-21.
- Kojima, K. (2005) Phytohormones in Shoots and Fruits of Tomato. *Apoplast Solution and Seedless Fruit JARQ* 39, (2) 77 – 81.
- Koussa, T., Broquedis, M. and Bouard, J. (1993) Mise en evidence d'une relation entre les teneurs en acide abscissique des feuilles de vigne et des baies de raisin à l'époque de la véraison. *Journal International de la Vigne et du Vin* 27, 263-276.
- Kriedmann, P.E., Goodwin, I., (2003). Regulated deficit irrigation and partial rootzone drying. *Irrigation insights no.4*, Land and Water Australia, Canberra, 102p.
- Kumar, R., Khurana, A., Sharma, A.K. (2014). Role of plant hormones and their interplay in development of fleshy fruits. *Journal of Experimental Botany*, 65,16,4561-4576

- Legland, D., Devaux, M.F., Kiêu, K. i Bouchet B. (2008) Stereological estimation for layered structures based on slabs perpendicular to a surface. *Journal of Microscopy*, 232(1): 44-55
- Leib, B. G., Caspari, H. W., Redulla C. A., Andrews, P. K., Jabro, J. J. (2006) Partial rootzone drying and deficit irrigation of 'Fuji' apples in a semi-arid climate, *Irrigation Science*, Volume 24, Issue 2, pp. 85-99
- Lemaire-Chamley M., Petit, J., Garcia, V., Just, D., Baldet, P., Germain, V., Fagard, M., Mouassite, M., Cheniclet, C. i Rothan, C. (2005) Changes in Transcriptional Profiles Are Associated with Early Fruit Tissue Specialization in Tomato, *Plant Physiology*, October 2005, Vol. 139, pp. 750–769
- Leng, P., Zhang, G.L., Li, X.X., Wang, L.H., Zheng, Z.M. (2009). Cloning of 9-cisepoxycarotenoid dioxygenase (NCED) gene encoding a key enzyme during abscisic acid (ABA) biosynthesis and ABA-regulated ethylene production in detached young calyx. *Chinese Science Bulletin* 54, 2830–2838.
- Leng, P., Yuan, B., Guo., Y. (2014). The role of abscisic acid in fruit ripening and responses to abiotic stress. *Journal of Experimental Biology*, 65,16,4577-4588.
- Li, F., Liang, J., Kang, Sh., Zhang, J., (2007). Benefits of alternate partial root-zone irrigation on growth, water and nitrogen use efficiencies modified by fertilization and soil water status in maize. *Plant and Soil*, 295: 279-291.
- Lindstrom, L.I., Pellegrini, C.N. i Herniez L.F. (2007) Histological development of the sunflower fruit pericarp as affected by pre- i early post-anthesis canopy shading, *Field Crops Research* 103 (2007) 229–238
- Linforth, S.T., Taylor, I.B., Duckham, S.C., Al-Naieb, R.J., Bowman, W.R. i Marples, B.A. (1990) The Metabolism And Biological Activity of ABA Analogues in Normal and *Flacca* Mutant Tomato. *Plants new Phytol.* 115, 517-521.
- Liu, J., Cong B., i Tanksley, S. D. (2003) Generation i Analysis of an Artificial Gene Dosage Series in Tomato to Study the Mechanisms by Which the Cloned Quantitative Trait Locus *fw2.2* Controls Fruit Size, *Plant Physiology*, May 2003, Vol. 132, pp. 292–299
- Liu, F., Shahnazari, A., Andersen, M.N., Jacobsen, S.E., Jensen, C.R. (2006) Effects of deficit irrigation (DI) and partial root drying (PRD) on gas exchange, biomass partitioning, and water use efficiency in potato. *Science Horticulture* 109, 113–117.
- Liu, F., Savić, S., Jensen, C.R., Shahnazari, A., Jacobsen, S.E., Stikić, R. i Andersen, M.N. (2007) Water relations and yield of lysimeter-grown strawberries under limited irrigation, *Scientia Horticulturae* 111 (2007) 128–132

- Liu, F., R. Song, X. Zhang, A. Shahnazari, M.N. Andersen, F. Plauborg, S.-E. Jacobsen, and C.R. Jensen. (2008) Measurement and modeling of ABA signaling in potato (*Solanum tuberosum* L.) during partial root-zone drying. *Environ. Exp. Bot.* 63:385–391.
- Ludlow, M.M. 1980a. Adaptive significance of stomatal response to water stress, p. 23–38. In: N.C. Turner and P.G. Kramer (eds.). *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Wiley Interscience, New York.
- Looney, N.E., McGlasson, W.B., Coombe, B.G. (1974) Control of fruit ripening in peach, *Prunus persica*: Action of succinic acid, 2-dimethylhydrazide and (2-chloroethyl)phosphonic acid. *Aust J Plant Physiol* 1:77–82.
- Lovelli, S., Scopa, A., Perniola, M., Tommaso, T.D., Sofo, A. (2012). Abscisic acid root and leaf concentration in relation to biomass partitioning in salinized tomato plants. *J Plant Physiol.* 169(3): 226–33.
- Loveys, B.R., Dry, P.R., Stoll, M., McCarthy, M.G. (2000) Using plant physiology to improve the water use efficiency of horticultural crops. *Acta Hort.* 537, 187–197.
- López-Ráez JA, Kohlen W, Charnikhova T, Mulder P, Undas AK, Sergeant MJ, Verstappen M, Bugg TDH, Thompson AJ, Ruyter-Spira C, Bouwmeester H. (2010). Does abscisic acid affect strigolactone biosynthesis? *New Phytol.* 187:343–54
- Luo, H., Dai, S.J., Ren, J., et al. (2013). The role of ABA in the maturation and postharvest life of a nonclimacteric sweet cherry fruit. *Journal of Plant Growth Regulation* doi: 10.1007/s00344-013-9388-7.
- MacGillivray, J.H. & Ford, O.W. (1928). Tomato quality as influenced by the relative amount of outer and inner wall region. *Ind. Agr. Exp. Sta. Bull.* 327.
- Maggio, A., Raimondi, G., Martino, A., De Pascale, S. (2007). Salt stress response in tomato beyond the salinity tolerance threshold. *Environ Exp Bot.* 59: 276–82.
- Marcelis, L.F.M. (1993). Effect of assimilate supply on the growth of individual cucumber fruits. *Physiologia Plantarum* 87, 313–320.
- Marcelis, L.F.M., Hofman-Eijer, Baan L.R. (1993). Cell Division and Expansion in the Cucumber Fruit, *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, Vol. 68 No:5 pp: 665-672
- Marjanović, M., Stikić, R., Vučelić-Radović, B., Savić, S., Jovanović, Z., Bertin, N. i Faurobert, M. (2012) Growth and Proteomic Analysis of Tomato Fruit Under Partial Root-Zone Drying, *OMICS A Journal of Integrative Biology* 16, Number 6, DOI: 10.1089/omi.2011.0076

- Marsal, J., Rapoport, H.F., Manriqueb, T. i Girona, J. (2000) Pear fruit growth under regulated deficit irrigation in container-grown trees, *Scientia Horticulturae* 85, 243-259
- Martre, P., Morillon, R., Barrieu, F., North, G.B., Nobel, P.S., Chrispeels, M.J. (2002). Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit. *Plant Physiology* 130, 2101-2110.
- Massot, C., Génard, M., Stevens, R., Gautier, H. (2010) Fluctuations in sugar content are not determinant in explaining variations in vitamin C in tomato fruit. *Plant Physiology and Biochemistry* 48, 751–757.
- Matthews, M.A., Shackel, K.A. (2005) Growth and water transport in fleshy fruit. In NM Holbrook, MA Zwieniecki, eds, *Vascular Transport in Plants*. Elsevier, London.
- Maurel, C., Chrispeels, M.J. (2001). A molecular entry into plant water relations. *Plant Physiology* 125, 135-138.
- Maxie, EC, Crane, JC (1968) Effect of ethylene on growth and maturation of the fig (*Ficus carica* L.) fruit. *Proc Am Soc Hort Sci* 92:255–258
- McAtee, P. A, Ian, C H., Jason, W. J. i Robert, J. S. (2009) A rapid method of fruit cell isolation for cell size i shape measurements, *Plant Methods* 5:5
- McCarthy, M.G., Loveys, B.T, Dry, P.R. i Stoll, M. (2002) Regulated deficit irrigation i partial rootzone drying as irrigation management techniques for grapevines. *FAO Water Reports No 22*. 79-88. *FAO Rome*
- Milosavljević, A., Prokić Lj., Marjanović M., Stikić R. i Sabovljević A. (2012) The effects of drought on the expression of TAO1, NCED and EIL1 genes and ABA content in tomato wild-type and *flacca* mutant, *Archives of Biological Sciences*, 64(1):297-306
- Mingo, D. M., Bacon, M. A. i Davies, W. J. (2003) Non-hydraulic regulation of fruit growth in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* cv. Solairo) growing in drying soil, *Journal of Experimental Botany*, 54 (385)1205-1212
- Mingo, D.M., Theobald, J.C., Bacon, M.A., Davies, W.J., Dodd, I.C. (2004) Biomass allocation in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants grown under partial rootzone drying: enhancement of root growth. *Functional Plant Biology* 31, 971-978.
- Mitchell, J.P., Shennan, C., Grattan, S.R. (1991) Developmental changes in tomato fruit composition in response to water deficit and salinity. *Physiol. Plant.* 83, 177–185.

- Mitchell, P.D., Chalmers, D.J., Jerie, P.H. & Burge, G. (1986). The use of initial withholding of irrigation and tree spacing to enhance the effect of regulated deficit irrigation on pear trees. *Journal of the American Society of Horticultural Science* 111: 858-861.
- Montero, J.I., Antón, A., Munõz, P., Lorenzo, P. (2001). Transpiration from geranium grown under high temperatures and low humidities in greenhouses. *Agric. For. Meteorol.*, 107: 323-32.
- Mounet, F., Annick, Moing, Virginie, Garcia, Johann, Petit, Michael Maucourt, Catherine Deborde, Stéphane Bernillon, Gwénaëlle Le Gall, Ian Colquhoun, Marianne Defernez, Jean-Luc Giraudel, Dominique Rolin, Christophe Rothan, Martine Lemaire-Chamley, (2009) Gene i Metabolite Regulatory Network Analysis of Early Developing Fruit Tissues Highlights New, *Plant Physiology*, 149:1505-1528
- Monselise, S. P., Varga, A. & Bruinsma, J. (1978) Growth analysis of the tomato fruit, *Lycopersicon esculentum* Mill. *Ann. Bot.*, 42, 1245–1247.
- Munné-Bosch S. and Alegre L (2004) Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Functional Plant Biology*. 31, 203-216.
- Mpelasoka, B.S.; Behboudian, M.H. i Mills, T.M. (2001) Effects of deficit irrigation on fruit maturity and quality of 'Braeburn' apple, *Scientia Horticulturae*, Volume 90, Number 3, 279-290(12)
- Naor, A., Peres, M. Greenblat, Y. Doron, I. Gal, Y. i Stern, R.A. (2000) Irrigation and crop load interactions in relation to pear yield and fruit-size distribution. *Journal Horticulture Science Biotechnol.* 75:555–561.
- Naor, A. (2006) Reproductive cell division stage, in *Irrigation Scheduling i Evaluation of Tree Water Status in Deciduous Orchards*, *Horticultural Reviews*, Volume 32, pp. 111-164
- Naor, A., Naschitz, S., Peres, M. i Gal, Y. (2008) Responses of apple fruit size to tree water status and crop load *Tree Physiology* 28, 1255–1261
- Neill, SJ. i Horgan, R. (1985) Abscisic Acid Production and Water Relations in Wilty Tomato Mutants Subjected to Water Deficiency. *Journal of Experimental Botany* 36, 1222-1231
- Nitscha, L., Kohlenb, W., Oplaata, C., Charnikhovab, T., Cristescuc, S., Michielia, P., Wolters-Artsa, M., Bouwmeesterb, H., Mariania, C., Vriezena, W.H. i Rieua, I. (2012) ABA-deficiency results in reduced plant i fruit size in tomato, *Journal of Plant Physiology* 169: 878– 883

- North, G.B., Nobel, P.S. (1991) Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* (Agavaceae). *Amer. J. Bot.* 78, 906–915.
- Ojeda, H., Deloire, A. i Carbonneau, A. (2001): Influence of water deficit on grape berry growth, *Vitis* 40(3), 141-145
- Okamoto, G., Kuwamura, T. and Hirano, K. (2004) Effects of water stress on leaf and berry ABA and berry ripening in Chardonnay grapevines (*Vitis vinifera*). *Vitis* 43, 15–17.
- Okello Ongom, R.C.; Visser, P.H.B. de; Marcelis, L.F.M.; Heuvelink, E.; Struik, P.C. (2012) Impact of local light on number and growth of cells in tomato fruit, *Proceedings of the 7th International Symposium on Light in Horticultural Systems (Book of Abstracts)*. - Leuven : ISHS, 2012 - p. 125.
- Olmstead, J. W., Iezzoni A. F. i Whiting M. D. (2007) Genotypic Differences in Sweet Cherry Fruit Size are Primarily a Function of Cell Number, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 132(5):697–703
- Ozga, J. A., Yu, J., Reinecke, D. M. (2003) Pollination-, Development-, and Auxin-Specific Regulation of Gibberellin 3 β -Hydroxylase Gene Expression in Pea Fruit and Seeds, *Plant Physiology*, vol. 131 no. 3, 1137-1146
- Pattison, R.J., Catala., C. (2012) Evaluating auxin distribution in tomato (*Solanum lycopersicum*) through an analyses of the PIN and AUX/LAX gene families. *The Plant Journal*, 70, 585-598.
- Pearce, B.D., Grange, R.I. i Hardwick, K. (1993) The growth of young tomato fruit. I. Effects of temperature i irradiance on fruit grown in controlled environments. *Journal of Horticultural Science* 68: 1-11.
- Peter, C.L.J. i Ruhu, Q. (2008) Cell division i endoreduplication: doubtful engines of vegetative growth, *Trends in Plant Science*, Volume 13, issue 3, pp. 121-127.
- Pekić, S. (1989) *Kukuruz i suša*. Naučna knjiga, pp. 103.
- Poni, S, Tagliavini, M, Neri, D, Scudellari, D, Toselli, M. (1992) Influence of root pruning and water stress on growth and physiological factors of potted apple, grape, peach and pear trees. *Sc. Hort.* 52, 223–226.
- Poni, S., Bernizzoni, F. i Civardi, S. (2007) Response of “Sangiovese” grapevines to partial root-zone drying: Gas-exchange, growth and grape composition. *Scientia Horticulturae* 114, 96–103.

- Popović, T., Spasova, D., Jovanović, O. (1994) "Prilog proučavanju padavina i suša", JKP-1, SHMZ, Beograd
- Popović, T. (2002) Is it already warm? –Temperature trend on the territory of Fr Jugoslavija"-,18th, International Conference on Carpathian Meteorology, CD, 2002, Belgrade.
- Popović, T. Jovanović, O., Zivlak, B (2004) Trendovi temperature i padavina u SCG kao moguća posledica globalnog otopljanja "Konferencija "Sistemi upravljanja zaštitom životne sredine", NVO "Zora XXI", CD, Novi Sad, 2004.
- Prokić, Lj., Stikić, R. (2011) Effects of different drought treatments on root and shoot development of the tomato wild type and *flacca* mutant Archives of Biological Sciences 2011 Volume 63, Issue 4, Pages: 1167-1171
- Prudent, M., Bertin, N., Génard, M., Munos, S., Rolland, S., Garcia, V., Petit, J., Baldet, P., Rothan, C., Causse, M. (2010). Genotype-dependent response to carbon availability in growing tomato fruit. Plant, Cell & Environment 33, 1186–1204.
- Pulupol, L.U., Behboudian, M.H., Fisher, K.J. (1996) Growth, yield and postharvest attributes of glasshouse tomatoes produced under water deficit. Hort. Science 31, 926–929.
- Quilot, B. i Genard, M. (2008) Is competition between mesocarp cells of peach fruits affected by the percentage of wild species (*Prunus davidiana*) genome? Journal Plant Research 121:55–63.
- Rayle, D.L., Cleland, R.E. (1992) The acid growth theory of auxin-induced cell elongation is alive and well. Plant Physiol 99:1271–1274
- Rančić, D., Pekić Quarrie, S. i Pećinar, I. (2010) Anatomy of tomato fruit i fruit pedicel during fruit development. Book chapter in "Microscopy: Science, Technology, Applications i Education" Number 4 (Eds: A Méndez-Vilas i J Díaz) Publisher: Formatex Research Center. Volume 2, pp. 851-861.
- Rančić, D. (2011) Morfo-anatomska analiza paradajza u uslovima suše. Doktorska teza. Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Beogradu.
- Rapoport, H. F. i Costagli, G. i Gucci, R. (2004) The Effect of Water Deficit during Early Fruit Development on Olive Fruit Morphogenesis, Journal of the American Society for Horticultural Science, vol. 129, no.1, 121-127
- Rapoport, H. F. (2011) Differences in ovary size among olive (*Olea europaea* L.) cultivars are mainly related to cell number, not to cell size, Scientia Horticulturae 130, 185–190

- Rebers, M, Kaneta, T, Kawaide, H, Yamaguchi, S, Yang, Y-Y, Imai, R, Sekimoto, H, Kamiya, Y (1999) Regulation of gibberellin biosynthesis genes during flower and early fruit development of tomato. *Plant J* 17 241–250
- Roby, G. and Matthews, M.A. (2004). Relative proportions of seed, skin and flesh, in ripe berries from Cabernet Sauvignon grapevines grown in a vineyard either well irrigated or under water deficit. *Australian J. Grape and Wine Research* 10: 74-82
- Rodrigo, M.J., Marcos, J.F., Alferez, F., Mallent, M.D., Zacarias, L. (2003) Characterization of Pinalate, a novel *Citrus sinensis* mutant with a fruit-specific alteration that results in yellow pigmentation and decreased ABA content, *J. Exp. Bot.*, 54, pp. 727–738.
- Rosado, A., Amaya, I., Valpuesta, V., Cuartero, J., Botella, M. A., and O. Borsani (2006). ABA- and ethylene-mediated responses in osmotically stressed tomato are regulated by the TSS2 and TOS1 loci. *J. Exp. Bot.* 57, 3327-3335.
- Rakitina TY, Vlasov PV, Jalilova FK, Kefeli VI (1994) Abscisic acid and ethylene in mutants of *Arabidopsis thaliana* differing in their resistance to ultraviolet (UV-B) radiation stress. *Russ J Plant Physiol* 41:599–603.
- Rasband, W.S. (1997-2009). *Image J*. NIO Health, ed. Bethesda, Maryland: USA
- Roth, I. (1977). *Fruits of angiosperms*, Gebruder Borntraeger, Berlin, pp. 451-457.
- Ruan, Y. L., Patrick, J. W. (1995) The cellular pathway of postphloem sugar-transport in developmental tomato fruit. *Planta* 196:434-444.
- Ruiz-Sanchez, M. C., Domingo R. i. Castel J. R (2010) Deficit irrigation in fruit trees i vines in Spain, *Spanish Journal of Agricultural Research* 2010 8(S2), S5-S20
- Ruzin, S. E., (1999). *Plant Microtechnique i Microscopy*. Oxford University Press, New York, Oxford, 334 pp.
- Saftner, R. A., Wyse, R. E. (1984) Effect of Plant Hormones on Sucrose Uptake by Sugar Beet Root Tissue Discs' *Plant Physiol* 74, 951-955
- Sagi, M., Fluhr, R., and Lips, S.H. (1999) Aldehyde Oxidase and Xanthine Dehydrogenase in a *flacca* Tomato Mutant with Deficient Abscisic Acid and Wilty Phenotype. *Plant Physiology*, 120, 571–577.
- Sagi, M., Scazzocchio, C. i Fluhr, R. (2002). The absence of molybdenum cofactor sulfuration is the primary cause of the *flacca* phenotype in tomato plants. *Plant Journal* 31:305–317.

- Savić, S. (2008). Fiziološki mehanizmi regulacije produktivnosti paradajza (*Lycopersicon esculentum* L.) u uslovima stresa suše. Doktorska teza. Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Beogradu.
- Savić, S., Stikić, R., Jovanović, Z., Vucelić-Radović, B., Stanojević, S. i Pauković, M. (2008). Effects of different irrigation methods on yield, water use efficiency i fruit quality of tomato. *Journal of Scientific Agricultural Research*, 69, (2) 71-77.
- Sato, S., Peet, M.M., i Gardner, R.G. (2001). Formation of parthenocarpic fruit, undeveloped flowers and aborted flowers in tomato under moderately elevated temperatures, *Scientia Horticulturae*, Volume 90, Number 3, pp. 243-254(12).
- Schuppler, U., Ping-Hua He, Peter C.L. John, and Rana Munns, (1998) Effect of Water Stress on Cell Division and Cdc2-Like Cell Cycle Kinase Activity in Wheat Leaves, *Plant Physiol.*; 117(2): 667–678.
- Setha, S., Kondo, S., Hirai, N., Ohigashi, H. (2004). Xanthoxin, abscisic acid and its metabolite levels associated with apple fruit development. *Plant Science* 166, 493–499.
- Scorza, R., May, L. G. i Purnell, B. i Upchurch, B. (1991). Differences in Number i Area of Mesocarp Cells between Small- i Large-fruited Peach Cultivars, *Journal of American Societi Horticulture Science*, 116 (5):861-864.
- Sharp, R.E., Davies, W.J. (1989). Regulation of growth and development of plants growing with a restriced supply of water. In *Plants Under Stress* (eds H.G. Jones, T.L. Flowers and M.B. Jones), pp. 71-93. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sharp, R. E., LeNoble, M., Else, M. A., Thorne, E. T., F. Gherardi (2000). Endogenous ABA maintains shoot growth in tomato independently of effects on plant water balance: evidence for an interaction with ethylene. *J. Exp. Bot.* 51, 1575-1584.
- Shackel, K. A., Greve, C., Labavitch, J. M. and Ahmadi, H. (1991). Cell Turgor changes Associated with Ripening in Tomato Pericarp Tissue, *Plant Physiology* October 1991 vol. 97 no. 2 814-816
- Sepaskhah, A.R. i Ahmadi, S.H. (2010). A review on partial root-zone drying irrigation *International Journal of Plant Production* 4 (4): 241-258
- Shahnazari, A., Ahmadi, S.H., Lærke, P.E., Liu, F., Plauborg, F., Jacobsen, S.E., Jensen, C.R., Andersen, M.N. (2008). Nitrogen dynamics in the soil-plant system under deficit and partial root-zone drying irrigation strategies in potatoes. *Europ. Jour. of Agro.*, 28: 65-73.

- Smalle, J., Kurepa, J., Yang, P.Z., Emborg, T.J., Babiychuk, E., Kushnir, V., Vierstra, R.D. (2003). The leiotropic role of the 26S proteasome subunit RPN10 in Arabidopsis growth and development supports a substrate-specific function in abscisic acid signaling. *Plant Cell*;15:965–80.
- Smith, K. M.(1935) A new virus disease of the Tomato, *Annals of Applied Biology* 1935 Vol. 22 No. 4 pp. 731-741 pp.
- Smith, G.S., Klages, K.U. Green, T.G.A. i Walton, E.F. (1995) Changes in abscisic acid concentration, surface conductance, and water content of developing kiwifruit. *Scientia Horticulturae* 61, (1-2), 13-27.
- Sobeih, W. Y., Dodd, I. C., Bacon, M. A., Grierson, D. and Davies, W. J. (2012) Long-distance signals regulating stomatal conductance and leaf growth in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants subjected to partial root-zone drying, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 55, No. 407, Water-Saving Agriculture Special Issue, pp. 2353–2363
- Srivastava, A. Handa, A.K. (2005) Hormonal Regulation of Tomato Fruit Development: A Molecular Perspective, *Journal of Plant Growth Regulation* 24:67–82
- Stikić, R., Popovic, S., Srdic, M., Savic, D., Jovanovic, Z., Prokic, L.J., and Zdravkovic, J. (2003) Partial root-zone drying (PRD): a new technique for growing plants that saves water and improves the quality of fruit. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, Special Issue:164-171.
- Stikić, R., Savić, S., Jovanović, Z., Jacobsen, S.E., Liu, F., Jensen, C.R. (2010). Deficit irrigation strategies: use of stress physiology knowledge to increase water use efficiency in tomato and potato. In: *Horticulture in 21st Century, Series: Botanical Research and Practices*. (Eds.) A.N. Sampson, Nova Science, Publishers, NY, USA, pp.161-178
- Stoll, M., Loveys, B., Dry, P. (2000) Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *J Exp Bot* 51, 1627-1634.
- Sugiura, T., Honjo, H. i Horimoto, M. (1995) Measuring Fruit Cell Size i Estimating Changes in the Number of Fruit Cells by Replica or Video Microscope, *Hortiscience* 30(2): 270–271. 1995.
- Szymkowiak, E.J. i Sussex, I.M. (1992) The internal meristem layer (L3) determines floral meristem size i carpel number in tomato periclinal chimeras. *Plant Cell* 4, 1089-1100.
- Sjut, V. i Bangerth, F. 1982/83: Induced parthenocarpy—a way of changing the levels of endogenous hormones in tomato fruits (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 1. Extractable hormones.*Plant Growth Regulation*1: 243-251

- Tal, M. & Nevo, Y. (1973). Abnormal stomatal behavior and root resistance, and hormonal imbalance in three wilted mutants of tomato. *Biochemical Genetics* 8, 291-300.
- Taylor, I. B., Linforth, R. S. T. , AL-Naieb, R. J., Bowman, W. R. & Marples, B. A. (1988). The wilted tomato mutants *flacca* and *sitiens* are impaired in the oxidation of ABA-aldehyde to ABA. *Plant, Cell and Environment* 11, 739-745.
- Tardieu, F., Reymond, M., Hamard, P., Granier, C., Muller, B. (2000). Spatial distributions of expansion rate, cell division rate and cell size in maize leaves: a synthesis of the effects of soil water status, evaporative demand and temperature. *Journal of Experimental Botany* 51: 1505–1514.
- Takač, A., Gvozdrenović, Đ., Bugarski, D., i Červenski, J. (2007). Savremena proizvodnja paradajza. Zbornik radova Instituta za ratarstvo i povrtarstvo. 43(1), 269-281.
- Tal, M. (1966) Abnormal Stomatal Behavior in Wilted Mutants of Tomato Plant *Physiology* 41, 1387-1391.
- Tanksley, S. D. (2004) The Genetic, Developmental, and Molecular Bases of Fruit Size and Shape Variation in Tomato *The Plant Cell*, Vol. 16, 181–189
- Tahi, H., Wahbi S., Wakrim R., Aganchich B., Serraj R., Centritto M. (2007): Water relations, photosynthesis, growth and water-use efficiency in tomato plants subjected to partial rootzone drying and regulated deficit irrigation. *Plant Biosystems*, 141: 265–274
- Thomas, T.R., Shackel, K.A., Matthews, M.A. (2008) Mesocarp cell turgor in *Vitis vinifera* L. berries throughout development and its relation to firmness, growth, and the onset of ripening. *Planta* 228, 1067–1076.
- Thompson, D.S., Davies, W.J., Ho, L.C. (1998) Regulation of tomato fruit growth by epidermal cell wall enzymes. *Plant, Cell and Environment* 21, 589–599.
- Thompson, D.S. (2001) Extensometer determination of the rheological properties of the epidermis of growing tomato fruit. *Journal of Experimental Botany* 52, 1291-1301.
- Topcu, S., Kirda, C., Dasgan, Y., Kaman, H., Cetin, M., Yazici, A., Bacon, M.A. (2006). Yield response and N fertilizer recovery of tomato grown under deficit irrigation. *European Journal of Agronomy*, 26: 64-70.
- Tonetto de Freitas S., Shackel K. A. i Mitcham E. J. (2011). Abscisic acid triggers whole-plant i fruit-specific mechanisms to increase fruit calcium uptake i prevent blossom end rot development in tomato fruit, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 62, No. 8, pp. 2645–2656

- Tukey, H. B. i Young, J. O. (1939). Histological study of the developing fruit of the sour cherry. *Botanical Gazete* 100, pp. 723-749.
- Turner, N.C., E.-D. Schulze, and T. Gollan. (1985) The responses of stomata and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content. *Oecologia* 65:348–355.
- Tyerman, S.D., Niemetz, C.M., Bramley, H. (2002). Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles. *Plant Cell and Environment* 25, 173-194.
- Van der Ploeg A, Heuvelink E (2005) Influence of sub-optimal temperature on tomato growth and yield: a review. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 80, 652–659.
- Varga, A. i Bruinsma, J. (1986) Tomato. In: SP Monselise, ed, *CRC Handbook of Fruit Set and Development*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 461–491.
- Wada, H., Matthews, M.A., Shackel, K.A. (2009) Seasonal pattern of apoplastic solute accumulation and loss of cell turgor during ripening of *Vitis vinifera* fruit under field conditions. *Journal of Experimental Botany* 60, 1773–1781.
- Wakrim, R. Wahbi, S. Tahi, H. Aganchich, B. i Serraj R. (2005) Comparative effects of partial root drying (PRD) and regulated deficit irrigation (RDI) on water relations and water use efficiency in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.), *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106, 275–287
- Wang, F., Sanz, A., Brenner, M., i Smith A. (1993) Sucrose Synthase, Starch Accumulation, i Tomato Fruit Sink Strength. *Plant Physiology* 101, 321-327.
- Wang, H., Liu, F., Andersen, M.N., Jensen, C.R. (2009). Comparative effects of partial root-zone drying and deficit irrigation on nitrogen uptake in potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *Irrigation Science*, 27: 443-447.
- Wang, Y, Liu F. and Jensen, C. R. (2012) Comparative effects of deficit irrigation and alternate partial root-zone irrigation on xylem pH, ABA and ionic concentrations in tomatoes, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 63, No. 5, 1907–1917
- Wasteneys, G. O., Ambrose, J. C. (2009) Spatial organization of plant cortical microtubules: close encounters of the 2D kind. *Trends Cell Biol.* 19:62–71.
- Williams, L.E. and Matthews, M.A. (1990). Grapevine. In: *Irrigation of Agricultural Crops*. B.A. Stewart and D.R. Nielsen (Eds.), Agron. Monograph No. 30. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI. pp. 1019-1055.

- Wilkinson, S. i Davies, W. J. (2002) Manipulation of the apoplastic pH of intact plants mimics stomatal and growth responses to water availability and microclimatic variation. *Journal of Experimental Botany*, 59 (3) 619–631.
- Wudiri, B.B., Henderson, D.W. (1985) Effects of water stress on flowering and fruit set in processing-tomatoes. *Scientia horticulturae* 27, (3-4) 189-198.
- Yamaki, S., Asakura, T. (1991) Stimulation of the uptake of sorbitol into vacuoles from apple fruit flesh by abscisic acid and into protoplasts by indoleacetic acid. *Plant and Cell Physiology* 32, 315–318.
- Yamaguchi, M. H., T., Miyake, M., i Yaegaki, H. (2002) Studies on the varietal differences i yearly deviation of mesocarp cell numbers i lengths i fruit weight among commercial peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] cultivars i selections, wild types, i their hybrids, *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 71 (4): 459-466
- Yamaguchi, M., Sato, I., Takase, K., Watanabe, A. i Ishiguro, M. (2004) Differences i yearly variation in number i size of mesocarp cells in sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars i related species, *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, v. 73(1):12-18
- Yuan, X., Yaxiao Li, Shiyang Liu, Fei Xia, Xinzheng Li, Baoxiu Q. (2014) Accumulation of eicosapolyenoic acids enhances sensitivity to abscisic acid and mitigates the effects of drought in transgenic *Arabidopsis thaliana*, *Journal of Experimental Botany*, doi:10.1093/jxb/eru031
- Zhao, SL, Qi JX, Duan, CR, Sun, L, Sun, YF, Wang, YP, Ji K, Chen, P, Dai, SJ, Leng, P. (2012). Expression analysis of the DkNCED1, DkNCED2 and DkCYP707A1 genes that regulate homeostasis of abscisic acid during the maturation of persimmon fruit. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 87, 165–171.
- Zhang L-Y, Y-B Peng, S Pelleschi-Travier, Y Fan, Y-F Lu, Y-M Lu, X-P Gao, Y-Y Shen, S Delrot, D-P Zhang (2004) Evidence for Apoplasmic Phloem Unloading in Developing Apple Fruit. *Plant Physiology*,. 135, 574–586.
- Zhang C, K Tanabe, F Tamura, K Matsumoto and A Yoshida (2005) ¹³C-photosynthate accumulation in Japanese pear fruit during the period of rapid fruit growth is limited by the sink strength of fruit rather than by the transport capacity of the pedicel. *Journal of Experimental Botany*, 56, (420) 2713–2719.
- Zhang, C., Tanabe Kenji, Wang Shiping, Tamura Fumio, Yoshida Akira i Matsumoto K. (2006) The Impact of Cell Division i Cell Enlargement on the Evolution of Fruit Size in *Pyrus pyrifolia*, *Annals of Botany*, Volume 98, Issue 3, 537-543

- Zhang, M., Bing Y. i Leng, P. (2009) The role of ABA in triggering ethylene biosynthesis i ripening of tomato fruit, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 60, No. 6, pp. 1579–1588
- Zhang, Q., Shalaby, N.A., Buszczak, M. (2014). Changes in rRNA transcription influence proliferation and cell fate within a stem cell lineage. *Science* 343(6168): 298--301
- Zegbe-Domínguez, J.A., Behboudian, M.H., Lang, A. i Clothier, B.E. (2003) Deficit irrigation i partial rootzone drying maintain fruit dry mass i enhance fruit quality in ‘Petopride’ processing tomato (*Lycopersicon esculentum*, Mill.), *Scientia Horticulturae* 98: 505–510
- Zegbe-Dominguez, J.A., Behboudian, M.H., i Clothier, B.E. (2004) Partial rootzone drying is a feasible option for irrigating processing tomatoes. *Agricultural Water Management*, 68(3): 195
- Zegbe-Domínguez, J. A., Behboudian, M. H., and B. E. Clothier (2006). Responses of “Petopride” processing tomato to partial rootzone drying at different phenological stages. *Irrigation Science* 24, 203-210.
- Zegbe, J. A., Behboudian, M.H. i Clothier B.E. (2006) Yield and Fruit Quality in Processing Tomato under Partial Rootzone Drying, *European Journal Horticulture Science*, 71 (6) 252–258
- Zegbe, J. A., Behboudian, M. H. i Clothier, B. E. (2007) Response of tomato to partial root zone drying i deficit irrigation. *Rev. Fitotec. Mex.* 30:125-131.
- Zeevaart, J.A.D. and Creelman, R.A., (1988) Metabolism and physiology of abscisic acid. *Ann.Rev. Plant Physiol.*, 39: 439-473.

Biografija autora

Ilinka M. Pećinar rođena je 17.10.1978. godine u Užicu, Republika Srbija. Srednju školu završila je školske 1996/97. godine u Užicu, a iste godine je upisala i osnovne studije na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu, na smeru Ekologija i zaštita životne sredine. Diplomski rad odbranila je u decembru 2002. godine. Školske 2003/04. godine upisala je magistarske studije na Centru za Multidisciplinarnu studije, magistarsku tezu je odbranila u oktobru 2009. godine. Od 2004. godine zaposlena je na Poljoprivrednom fakultetu Univerziteta u Beogradu, trenutno u zvanju asistenta za užu naučnu oblast Poljoprivredna botanika. Do sada je bila učesnik 2 nacionalna i 5 međunarodnih projekata i jednog FP7 projekta. Autor i koautor je jedne monografske studije od međunarodnog značaja, 6 međunarodnih i 3 nacionalne publikacije i bila je učesnik oko 30 naučnih skupova u zemlji i inostranstvu. U periodu od 2009. do 2014. stručno se usavršavala u dva Instituta u Francuskoj (INRA-Institut National de la Recherche Agronomique u Avinjonu i Bordou, Francuska), Pasterovom institutu u Atini, Grčka, i na dva Univerziteta u Nemačkoj (Ulm University, Institute of Systematic Botany and Ecology i Jena Fridrich-Schiller University, Institut für Physikalische Chemie). Završila je kurs za elektronsko učenje, Moodle. Posедуje sertifikat o uspešno završenom kursu za analizu slike "Digital image processing/analysis tools in Light Microscopy: From the basics and beyond". Član je društva za eksperimentalnu biologiju (Society for Experimental Biology - SEB), Srpskog društva za mikroskopiju (SDM), Srpskog društva za fiziologiju biljaka (DFBS) i FESPB (Federation of European Societies for Plant Biology).

Прилог 1.

Изјава о ауторству

Потписана **Илинка Пећинар**

Број пријаве докторске дисертације **06-8226/16** од **07.12.2011.** године

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом:

“Морфо-анатомска и цитолошка анализа плода парадајза током развоја у условима суше”

резултат сопственог истраживачког рада.

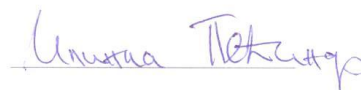
да предложена докторска дисертација у целини ни у деловима није била предложена за добијање било које дипломе према студијским програмима других високошколских установа.

да су резултати коректно наведени и

да нисам кршио/ла ауторска права и користио/ла интелектуалну својину других лица.

Потпис докторанта

У Београду, 01.10.2014.



Прилог 2.

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторске дисертације

Име и презиме аутора **Илинка Пећинар**

Број пријаве докторске дисертације **06-8226/16** од **07.12.2011.** године

Студијски програм

Наслов докторске дисертације **“Морфо-анатомска и цитолошка анализа плода парадајза током развоја у условима суше”**

Ментори: **проф.др Радмила Стикић** и **др Драгана Ранчић**, доцент

Потписана **Илинка Пећинар**

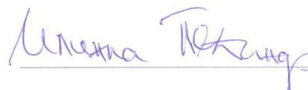
Изјављујем да је штампана верзија моје докторске дисертације истоветна електронској верзији коју сам предао/ла за објављивање на порталу **Дигиталног репозиторијума Универзитета у Београду**.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци везани за добијање академског звања доктора наука, као што су име и презиме, година и место рођења и датум одбране рада.

Ови лични подаци могу се објавити на мрежним страницама дигиталне библиотеке, у електронском каталогу и у публикацијама Универзитета у Београду.

Потпис докторанта

У Београду, 01.10.2014.



Прилог 3.

Изјава о коришћењу

Овлашћујем Универзитетску библиотеку „Светозар Марковић“ да у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду унесе моју докторску дисертацију под насловом:

“Морфо-анатомска и цитолошка анализа плода парадајза током развоја у условима суше”

која је моје ауторско дело.

Дисертацију са свим прилозима предао/ла сам у електронском формату погодном за трајно архивирање.

Моју докторску дисертацију похрањену у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

1. Ауторство

2. Ауторство - некомерцијално

3. Ауторство – некомерцијално – без прераде

4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима

5. Ауторство – без прераде

6. Ауторство – делити под истим условима

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци, кратак опис лиценци дат је на крају).

Потпис докторанта

У Београду, 01.10.2014.



1. Ауторство - Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце, чак и у комерцијалне сврхе. Ово је најслободнија од свих лиценци.

2. Ауторство – некомерцијално. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.

3. Ауторство - некомерцијално – без прераде. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела. У односу на све остале лиценце, овом лиценцом се ограничава највећи обим права коришћења дела.

4. Ауторство - некомерцијално – делити под истим условима. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.

5. Ауторство – без прераде. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела.

6. Ауторство - делити под истим условима. Дозвољаваате умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада. Слична је софтверским лиценцама, односно лиценцама отвореног кода.