

Uloga gnojidbe u ublažavanju negativnih utjecaja suše na fotosintezu i rast sadnica obične bukve (*Fagus sylvatica* L.)

Marušić, Mia

Doctoral thesis / Doktorski rad

2024

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Forestry and Wood Technology / Sveučilište u Zagrebu, Fakultet šumarstva i drvne tehnologije**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:108:065140>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom](#).

Download date / Datum preuzimanja: **2025-02-28**



Repository / Repozitorij:

[University of Zagreb Faculty of Forestry and Wood Technology](#)





Sveučilište u Zagrebu

Fakultet šumarstva i drvne tehnologije

Mia Marušić

**Uloga gnojidbe u ublažavanju
negativnih utjecaja suše na fotosintezu i
rast sadnica obične bukve
(*Fagus sylvatica* L.)**

DOKTORSKI RAD

Zagreb, 2024.



Sveučilište u Zagrebu

Fakultet šumarstva i drvne tehnologije

Mia Marušić

**Uloga gnojidbe u ublažavanju
negativnih utjecaja suše na fotosintezu i
rast sadnica obične bukve
(*Fagus sylvatica* L.)**

DOKTORSKI RAD

Mentori:

izv. prof. dr. sc. Krunoslav Sever

dr. sc. Nenad Potočić

Zagreb, 2024.



University of Zagreb

Faculty of Forestry and Wood Technology

Mia Marušić

**The role of fertilization in mitigating the
negative effects of drought on
photosynthesis and growth in
beech saplings (*Fagus sylvatica* L.)**

DOCTORAL DISSERTATION

Supervisors:

Associate prof. Krunoslav Sever, PhD

Nenad Potočić, PhD

Zagreb, 2024

PODACI O MENTORIMA

Izv. prof. dr. sc. Krunoslav Sever, rođen je 19. listopada 1981. godine u Virovitici. Diplomirao je na Šumarskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu 2006. godine s temom diplomskoga rada “Utjecaj metoda prorijede na strukturne značajke sastojine hrasta kitnjaka i običnoga graba”. Iste godine prima i rektorovu nagradu za studentski rad pod naslovom “Usporedna analiza metoda prorijede na primjeru sastojine hrasta kitnjaka i običnoga graba”. Nakon diplome zapošljava se kao pripravnik u poduzeću “Hrvatske šume” d.o.o. gdje je bio raspoređen na poslove i radne zadatke u stručnim službama UŠP Našice te šumarijama Voćin, Slatinski Drenovac i Orahovica, što je obavljao do 2007. godine. Od 1. prosinca 2007. godine zaposlen je na Šumarskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu u svojstvu znanstvenoga novaka, u suradničkom zvanju asistenta na Zavodu za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku, gdje radi i danas. Akademske godine 2007./2008. upisuje poslijediplomski doktorski studij šumarstva, kojega završava 2012. godine obranom doktorskog rada pod naslovom „Utjecaj ekofizioloških čimbenika na razvoj rasplodnih organa hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). Nakon toga, 2013. godine bio je izabran u zvanje višeg asistenta, 2018. godine u zvanje docenta, a 2023. godine u zvanje izvanrednog profesora. Tijekom 2014. i 2016. godine usavršavao se na Švicarskom federalnom institutu za istraživanje šuma, snijega i krajobraza – WSL, u ukupnom trajanju od šet mjeseci. U nastavnom procesu trenutno sudjeluje u izvođenju nastave na preddiplomskim i diplomskim studijima Fakulteta šumarstva i drvne tehnologije, Sveučilišta u Zagrebu u sklopu kolegija: Fiziologija šumskoga drveća, Fiziologija bilja, Ishrana bilja i Ishrana bilja u urbanom okolišu. U okviru svoje znanstveno-istraživačke djelatnosti trenutno se bavi istraživanjem uloge mineralnih hraniva u odgovoru šumskoga drveća na dugotrajna sušna razdoblja kao sastavne komponente klimatskih promjena. U skladu s tim, analizira utjecaj dugotrajne suše i mineralnih hraniva na fenotipske značajke šumskoga drveća, uglavnom na vegetativni rast i fotosintezu. Uz to, do sada je istraživao dinamiku dušičnih hraniva u lišću šumskoga drveća kao i fiziološke procese generativnog razvoja šumskoga drveća s posebnim osvrtom na fenologiju cvjetanja i polinaciju hrasta lužnjaka. Do sada je vodio i/ili sudjelovao u provedbi 17 domaćih i međunarodnih znanstvenih i stručnih projekata, objavio je 31 znanstveni rad, 2 stručna rada, 1 pregledni rad i 1 poglavlje u knjizi. Sudjelovao je na 58 međunarodnih i domaćih znanstvenih i/ili stručnih skupova. Član je uredničkog odbora časopisa Šumarski list i uredničkog vijeća časopisa Nova mehanizacija šumarstva. Do sada je recenzirao veći broj radova za domće i strane znanstvene časopise unutar područja svoga znanstveno-istraživačkoga interesa. Član je Hrvatskog botaničkog društva i Istočnoalpskog-dinarskog društva za istraživanje vegetacije – EADSV. Oženjen je i otac je dvoje djece.

dr. sc. Nenad Potočić, rođen je 22. lipnja 1969. godine u Bjelovaru, Hrvatska. Diplomirao je na Šumarskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu 1998. godine, nakon čega se zapošljava kao znanstveni novak u Odjelu za ekologiju i uzgajanje šuma Šumarskog instituta, Jastrebarsko. Nakon stjecanja zvanja magistra znanosti temom "Dinamika biogenih elemenata u iglicama obične jele (*Abies alba* Mill.) različitog stupnja osutosti krošanja" 2002. godine izabran je u istraživačko zvanje asistent. Doktorsku disertaciju pod naslovom «Utjecaj gnojidbe dušikom na rast i razvoj klonova nekih vrsta topola (*Populus* spp.) u porječju Drave kod Varaždina» obranio je 2006. godine, nakon čega je 2007. godine izabran u zvanje znanstveni suradnik u području Biotehničkih znanosti, znanstveno polje Šumarstvo, u zvanje viši znanstveni suradnik izabran je 2009. godine, u zvanje znanstveni savjetnik 2010. godine, a za znanstvenog savjetnika u trajnom zvanju izabran je 2019. godine. Od 2023. godine zaposlen je u Hrvatskom šumarskom institutu kao znanstveni savjetnik u trajnom izboru. Od 1999. godine aktivan je u Međunarodnom programu za procjenu i praćenje utjecaja zračnog onečišćenja na šume (UNECE - ICP Forests) kao član stručne skupine za folijarne analize, te kao predsjedavajući stručne skupine za stanje krošanja i član skupine za koordinaciju ICP Forests od 2014. godine. Koordinator je Nacionalnog koordinacijskog centra za procjenu i motrenje utjecaja atmosferskog onečišćenja i drugih čimbenika na šumske ekosustave Republike Hrvatske od 2007. godine. Član je Upravnog vijeća Hrvatskog šumarskog instituta u dva mandata u razdoblju od 2016. do 2020. godine. Predstojnik je Zavoda za ekologiju šuma od 2015. do 2019. godine, te trenutni predsjednik Znanstvenog vijeća Hrvatskog šumarskog instituta. Član je Hrvatskog šumarskog i Hrvatskog tloznanstvenog društva i suradnik Akademije šumarskih znanosti. Član je uredništva časopisa South-east European forestry i Gozdarski vestnik i recenzent za veći broj vodećih znanstvenih časopisa iz područja znanosti o okolišu.

Područje istraživanja dr. sc. Nenada Potočića je ekofiziologija šumskog drveća, a ponajviše se bavi istraživanjem odnosa stanja ishrane i vitaliteta šumskog drveća pod utjecajem klimatskih čimbenika. Vodio je i sudjelovao u većem broju domaćih i međunarodnih znanstvenih i stručnih projekata, te objavio veći broj znanstvenih i stručnih radova, poglavlja u knjigama i studija.

Ovaj doktorski rad izrađen je na Hrvatskom šumarskom institutu na Zavodu za ekologiju šuma te na Zavodu za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku Fakulteta šumarstva i drvne tehnologije Sveučilišta u Zagrebu, a rezultat je istraživanja provedenih u sklopu projekta Hrvatske zaklade za znanost „Vitalitet obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u izmijenjenim klimatskim uvjetima“ (HRZZ IP-2018-01-5222 - VitaClim) čiji je voditelj dr. sc. Nenad Potočić. Rad doktorandice Mije Marušić financiran je iz „Projekta razvoja karijera mladih istraživača – izobrazba novih doktora znanosti“ Hrvatske zaklade za znanost.

ZAHVALA

Kao prvo, želim se zahvaliti projektnom timu VitaClim-a: voditelju dr. sc. Nenadu Potočiću, dr. sc. Ivanu Seletkoviću i dr. sc. Mladenu Ognjenoviću, koji su prije četiri godine prepoznali moju motivaciju i želju za radom te mi pružili priliku i otvorili put prema stjecanju doktorata. Još jednom hvala dr. sc. Nenadu Potočiću, kao i izv. prof. dr. sc. Krunoslav Severu, mojim mentorima na ukazanom povjerenju tijekom izrade disertacije te na poticanju moje samostalnosti i kreativnog znanstvenog mišljenja.

Posebno zahvaljujem predstojnici Zavoda za ekologiju šuma, dr. sc. Jasnici Medak, na njenoj stalnoj podršci i potpunom razumijevanju kroz cijeli ovaj proces.

Veliko hvala ravnateljici, doc. dr. sc. Sanji Perić, kao i svim članovima Znanstvenog vijeća Hrvatskog šumarskog instituta, koji su mi omogućili odlaske na usavršavanja, sudjelovanje na brojnim radionicama i konferencijama u inozemstvu, gdje sam stekla vrijedna znanja i vještine.

Također, zahvaljujem svim znanstvenicima kod kojih sam imala priliku sudjelovati u usavršavanjima i tako nadograditi svoja znanja: prof. dr. sc. Mathieu Jonardu s Université Catholique de Louvain (UCL), dr. sc. Marcusu Schaubu i Arthuru Gessleru sa Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL), kao i dr. sc. Branki Salopek Sondi i dr. sc. Ani Smolko s Instituta Ruđer Bošković.

Hvala izv. prof. dr. sc. Nikoli Španiću što mi je omogućio pripremu uzoraka, te ostalim djelatnicima Fakulteta šumarstva i drvne tehnologije koji su mi pomogli oko prijenosa opreme i podataka. Posebno zahvaljujem dr. sc. Domagoju Trlinu i Marku Oreškoviću, mag. ing. silv, na njihovoj podršci.

Zahvaljujem svim kolegama i zaposlenicima Zavoda za ekologiju šuma, koji su mi nesebično pomogli u istraživanju, posebno Draganu, Renati, Moniki, Robertu i Ivani Zegnal. Također, hvala svim ostalim djelatnicima Hrvatskog šumarskog instituta koji su na različite načine pomogli pri izradi ovog rada.

Posebna zahvala mojim kolegama i prijateljima: dr. sc. Sanji Bogunović, dr. sc. Mladenu Ognjenoviću, dr. sc. Luciji Lovreškov, Darjanu Prugovečkom, mag. ing. silv., Ivani Sirovici, mag. ing. silv. i dr. sc. Doroteji Bitunjac, koji su mi bili neizmijerna podrška u svim fazama ovog puta. Vaše savjete, nesebičnu pomoć i razumijevanje iznimno cijenim jer su mi omogućili da s više sigurnosti i odlučnosti prolazim kroz izazove koji su se postavljali pred mene.

Hvala i mojim prijateljima koji su imali razumijevanja i pružali mi potporu kroz cijelo moje akademsko obrazovanje. Posebno hvala Gajba (Keti, Tonka, Jele, Žmegi, Nata i Dunja) i FOC

crew (Iris, Vrda, Pero, Doda, Zrinka i Wu). Vaša podrška i spremnost da me saslušate, zajedno s vašim ohrabrujućim riječima, bili su od neprocjenjive važnosti u prevladavanju izazova.

Najveću zahvalnost dugujem svojim roditeljima Nevenki i Željku na bezuvjetnoj ljubavi i podršci koja me pratila tijekom cijelog mog obrazovanja. Posebno hvala mojim bakama i djedovima, koji su me oblikovali u osobu kakva sam danas.

Zahvaljujem i svojim vjernim suputnicima Asti i Fluffu. Neka ova disertacija bude posvećena svim ljubimcima koji nas bezuvjetno podržavaju na našim putovanjima.

Na kraju, veliko hvala mom partneru Matiji. Hvala ti što si uvijek vjerovao u mene, čak i kada ja nisam i što si mi bio stalna podrška kroz sve izazove. Tvoja ljubav, strpljenje i podrška pomogli su mi da izdržim ovaj dugotrajan proces i da ga uspješno završim.

SAŽETAK

Klimatske promjene, osobito učestalije suše, predstavljaju ozbiljnu prijetnju opstanku šumskog drveća, uključujući običnu bukvu. Dosadašnja istraživanja ukazuju na to da sušni uvjeti negativno utječu na usvajanje vode i hraniva, što ograničava rast i vitalitet mladih stabala. Poznato je da gnojidba može poboljšati fotosintezu i rast kod šumskih sadnica, ali interakcija suše i gnojidbe u nije dovoljno istražena. Cilj ovog istraživanja bio je ispitati utjecaj suše, gnojidbe i njihove interakcije na ishranu, fotosintezu i rast sadnica obične bukve, s hipotezom da će visoka doza gnojidbe povećati koncentracije makroelemenata u lišću i ublažiti negativne učinke suše. U tu svrhu, proveden je plastenički pokus na Hrvatskom šumarskom institutu u Jastrebarskom s jednogodišnjim sadnicama bukve. Istraživanje je uključivalo različite tretmane navodnjavanja i gnojidbe: redovito navodnjavanje s visokom dozom gnojiva (WH), neredovito navodnjavanje s visokom dozom gnojiva (DH), redovito navodnjavanje s niskom dozom gnojiva (WL) i neredovito navodnjavanje s niskom dozom gnojiva (DL). Istraživanje je trajalo od početka lipnja do kraja listopada i uključivalo je tri razdoblja: pred-sušno razdoblje u kojem su sve sadnice bile redovito navodnjavane jednakom količinom vode, sušno razdoblje u kojem je polovici sadnica u DH i DL tretmanu uskraćeno navodnjavanje u trajanju od 21 dan i post-sušno razdoblje u kojem su sadnice u DH i DL tretmanu ponovno redovito navodnjavane kao i sadnice u WH i WL tretmanu. Jednom tjedno praćen je vodni potencijal u lišću, parametri fluorescencije klorofila *a* i izmjene plinova. U sva tri razdoblja uzeti su uzorci lišća za analize koncentracija N, P, K, Ca, Mg i fotosintetskih pigmenta. Na kraju istraživanja uzorkovane su cijele biljke sa svrhom određivanja sadržaja N, P, K, Ca, Mg u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu i produkcije biomase. Brz oporavak vodnog potencijala i provodljivosti puči nakon razdoblja suše sugerira otpornost bukovih sadnica na kratkotrajni sušni stres bez obzira na primijenjenu dozu gnojiva. Visoka doza gnojidbe pozitivno je utjecala na koncentracije biogenih makroelemenata, ukupnih klorofila i ukupnu fotosintetsku učinkovitost, čime je ublažila negativne učinke suše na fotosintezu. S druge strane visoka doza gnojiva potaknula je produkciju biomase lišća i smanjila omjer podzemne i nadzemne biomase kod sadnica u DH tretmanu, što može negativno utjecati na otpornost na sušu. Također sadnice u DL tretmanu zadržale su veći omjer podzemne i nadzemne biomase, što može pridonijeti boljoj otpornosti na sušne uvjete nakon presađnje. Rezultati ovog istraživanja pokazuju na koji način gnojidba ublažava negativan utjecaj suše na bukove sadnice, što je važno za njihovu prilagodbu na klimatske promjene.

KLJUČNE RIJEČI: stanje ishrane; koncentracije biogenih makroelemenata; sadržaji biogenih makroelemenata; oporavak; biomasa

ABSTRACT

Forest ecosystems in Europe are increasingly challenged by climate change, particularly in central and southeastern regions. These areas are predicted to experience more frequent and severe droughts, along with heightened heatwaves, which have already manifested in extreme dry conditions over the past two decades. The long lifespan of trees complicates their ability to adapt to these rapid environmental shifts, leading to significant concerns regarding forest productivity, species diversity, and overall ecosystem stability. The expected climate changes are likely to have a profound impact on forest ecosystems throughout Europe, including Croatia. These shifts may lead to alterations in forest productivity, changes in species composition, and a reduction in overall stability and biodiversity. As forests adapt to these new conditions, the balance of species and the health of the ecosystems will be crucial for maintaining their essential functions and services in the face of ongoing environmental challenges. Common beech (*Fagus sylvatica* L.) is the predominant tree species in Croatia, covering about half of the country's forested areas. While this species can adapt to various ecological conditions, the increasing occurrence of summer heatwaves and droughts poses a significant threat to the vitality and competitiveness of beech forests. Drought conditions have already caused considerable damage to beech forests across Europe, leading to early leaf browning, premature leaf senescence, and crown mortality. The high vulnerability of beech saplings to drought stress, attributed to their shallow root systems, underscores the importance of understanding their physiological responses and recovery mechanisms to ensure future survival of beech forests in an increasingly unpredictable climate. Research on common beech has demonstrated a significant relationship between leaf water potential and stomatal conductance, where decreases in leaf water potential lead to reduced stomatal conductance. This reduction limits the intake of carbon dioxide necessary for photosynthesis, ultimately impacting the plant's ability to produce essential organic compounds. Studies indicate that the decline in photosynthetic rates due to restricted carbon dioxide intake adversely affects the production of these vital compounds, which are crucial for growth and development. Drought is a primary limiting factor for plant growth and development, leading to decreased photosynthesis rates and reduced biomass accumulation, which adversely affects total biomass production. Research has demonstrated that drought negatively impacts cambial growth and annual shoot development in common beech with more pronounced effects observed on root biomass compared to above-ground parts. According to optimal allocation theory, under conditions of water scarcity, plants tend to allocate more carbon and nutrients to root growth rather than to above-ground biomass, disrupting the balance of growth. Common beech saplings from drier environments often exhibit a higher root-to-

shoot biomass ratio, reflecting adaptive changes and trade-offs between stress tolerance and growth processes. The availability in the soil plays a crucial role in root growth and overall biomass production. Fertilization during nursery cultivation is essential to increase nutrient content and photosynthetic rates. Plants take up nutrients dissolved in water through their roots, a process influenced by the nutrient availability in the soil and the demand for these nutrients in the root zone. Water plays a crucial role in this uptake as it dissolves minerals in the soil, aids in their transport to the roots, and helps maintain turgor pressure in root cells, which is essential for effective nutrient absorption. Drought conditions can significantly hinder nutrient uptake in plants by restricting ion mobility and reducing root contact with water, leading to decreased levels of essential elements like nitrogen, phosphorus, and potassium in plant tissues. However, trees have the ability to mitigate this reduction by reallocating stored nutrients from their roots and stems during drought, which helps sustain critical physiological functions. Deficiencies in macronutrients, including nitrogen, phosphorus, potassium, calcium, and magnesium, can result in physiological disorders and adversely affect plants' responses to drought stress. Foliar nutrient concentrations in forest trees are important indicators of their nutritional status, reflecting the capacity of soil nutrient reserves to satisfy plant needs under varying environmental conditions. The application of mineral fertilizers can improve nutrient availability in the soil, enhancing nutrient absorption by plants even during drought. This is crucial since drought often limits ion mobility and the active transport processes necessary for nutrient uptake. Previous studies on the interplay between fertilization and drought stress have produced mixed outcomes; while some research indicates that fertilization can boost photosynthesis and drought tolerance, other studies show detrimental effects on photosynthetic efficiency or water use efficiency.

The aim of this study was to investigate the effects of drought, fertilization, and their interactions on (1) the nutritional status of common beech saplings, specifically foliar nutrient concentrations (nitrogen, phosphorus, potassium, calcium, and magnesium) during pre-drought, drought, and post-drought periods, as well as their content in leaves, stems, coarse roots, and fine roots at the end of the growing season; (2) photosynthesis; and (3) the growth of common beech saplings. Additionally, the study aimed to evaluate the effect of fertilization on the photosynthetic activity of the saplings during both the drought and post-drought periods. The research hypothesized that high doses of fertilizer would lead to increased concentrations of biogenic elements in beech saplings and mitigate the negative effects of drought on photosynthesis and growth, thereby enhancing the saplings' recovery after drought relief.

A greenhouse experiment with common beech saplings was established in the spring of 2020 at the Croatian Forest Research Institute nursery in Jastrebarsko to investigate these aims. The experiment consisted of four distinct treatments based on irrigation and fertilization regimes: regular irrigation with a high dose of fertilizer (WH), irregular irrigation with a high dose of fertilizer (DH), regular irrigation with a low dose of fertilizer (WL), and irregular irrigation with a low dose of fertilizer (DL). The study employed a Latin square experimental design, with each treatment consisting of 280 saplings arranged in eight replications. Saplings were fertilized two years in a row using Osmocote Exact Standard 5-6M slow-release fertilizer. Saplings in high fertilization treatments received a dose of 4 g/L the first year and 3 g/L the second year, while saplings in low fertilization treatments received a dose of 2 g/L in the first year and nothing in the second year. The first year, saplings were adapted to the greenhouse environment, then put outside for the winter, and in spring 2021 placed again in the greenhouse and divided into two groups that represented different irrigation treatments. All saplings were regularly irrigated for the first three months with 2 litres of water per container every seven days to prevent drought stress during the pre-drought period. During the drought period, irrigation was discontinued for half of the saplings until the average pre-dawn leaf water potential (Ψ_{pd}) of saplings in these treatments fell below -1.9 MPa, indicating severe drought stress; after which in (post-drought period), irrigation was resumed as before in the pre-drought period. Pre-dawn leaf water potential (Ψ_{pd}), maximum quantum yield of photosystem II (Fv/Fm), total performance index (PI_{total}), net photosynthesis (A), stomatal conductance for H₂O (g_s), and intercellular CO₂ concentration (c_i) were measured weekly. Leaf samples for biochemical analysis were collected from four randomly selected and labelled saplings from each of the eight replications within each treatment group that matched the saplings for the physiological measurements. Sampling was conducted on three occasions during the 2021 growing season: pre-drought, during drought and post-drought. In addition, three whole plants with average height and root collar diameter were taken from each replication within each treatment to determine the content of biogenic macronutrients in the leaves, stems and roots. Concentrations of total nitrogen were analysed with a Leco CNS 2000 elemental analyser using combustion analysis for accurate quantification. Phosphorus concentrations were measured colourimetrically using a UV/VIS spectrophotometer, while potassium, calcium and magnesium levels were determined by atomic absorption spectrophotometry using a Perkin-Elmer Aanalyst 700. For the analysis of photosynthetic pigments, a healthy, fully developed leaf was taken from the upper canopy. The concentrations of chlorophyll a, chlorophyll b, and total carotenoids were calculated based on absorbance values, leaf mass, extract volume, and

established formulas (Lichtenthaler, 1987). Growth was assessed by relative height (i_h) and diameter (i_d) increments, calculated from measurements of height and root collar diameter taken at the beginning and end of the growing season. At the end of the season, whole saplings were sampled to determine the biomass of leaves, stems, coarse roots, and fine roots. A descriptive statistical analysis was performed for all parameters. Non-parametric Kruskal-Wallis tests were used for parameters that did not meet normality and homogeneity of variance (Ψ_{pd} , N, P, K, Ca, Mg content in stems, coarse and fine roots, $g_{s,c}$ and A), while two-way ANOVA and Tukey post-hoc tests were applied for normally distributed data. All statistical analyses were performed with the statistical environment R.

Pre-dawn leaf water potential (Ψ_{pd}) of common beech saplings in the DH and DL treatments reached values of -2.2 ± 0.5 MPa and -1.8 ± 0.5 MPa, respectively, after a 21-day drought period, indicating severe drought stress. Drought decreased foliar phosphorus (P) and magnesium (Mg) concentrations in drought-treated saplings; however, these effects did not persist into the post-drought period. A high fertilizer dose positively influenced foliar nitrogen (N) and potassium (K) concentrations across all periods, although foliar calcium (Ca) concentrations were affected during the pre-drought and post-drought phases. Despite the high fertilizer application, the nutrient content of N, P, K, Ca, and Mg in leaves sampled during the post-drought period showed significant reductions due to drought treatment. Drought significantly decreased nitrogen content in leaves and stems but did not affect coarse and fine roots. This suggests that beech saplings under irregular irrigation managed to mitigate drought effects on stem nitrogen content by reallocating nitrogen toward essential processes such as stem growth, thereby enhancing water transport and survival. High fertilizer doses increased nitrogen content in various plant compartments and improved potassium content in leaves, stems, and roots, despite the adverse effects of drought. However, the high fertilization dose did not alleviate the drought's impact on calcium and magnesium content in leaves and fine roots. Phosphorus content was particularly sensitive to drought, exhibiting significant reductions in leaves, stems, and coarse roots during dry conditions. Chlorophyll *b* (Chl *b*) and total chlorophyll (Chl *a+b*) concentrations were higher in saplings treated with a high fertilizer dose during both the drought and post-drought phases, likely due to increased foliar nitrogen concentrations. Additionally, drought-exposed saplings treated with a high dose of fertilizer (DH treatment) experienced a smaller decrease in net photosynthesis rate (A) compared to regularly irrigated saplings in the well-watered treatment (WH). In contrast, drought-exposed saplings treated with a low dose of fertilizer (DL treatment) showed greater declines compared to those in the WL treatment. This finding suggests that fertilization positively influences

photosynthetic efficiency, even under limited water availability, supporting the hypothesis that high doses of fertilization can mitigate the negative impacts of drought on the photosynthesis of beech saplings. While stomatal conductance (g_s), intercellular CO_2 concentration (c_i), and net photosynthesis rate (A) exhibited significant decreases under drought stress, all parameters recovered after re-watering, with faster recovery of g_s and A observed in saplings treated with a high fertilizer dose. By the end of the growing season, beech saplings from all treatments exhibited similar height and diameter growth; however, drought significantly reduced biomass production. The study found no negative effects of high fertilizer doses on allometric relationships, as there were no significant differences in the below-ground biomass to above-ground biomass (BGB/AGB) ratio among saplings in the WH, DH, and WL treatments. Saplings subjected to irregular watering and treated with a low dose of fertilizer had significantly higher BGB/AGB and fine root biomass to leaf biomass (FRB/LB) ratios compared to saplings in all other treatments, suggesting that a low fertilizer dose positively influenced drought resistance. Furthermore, high fertilizer doses significantly increased leaf biomass production in beech saplings, regardless of the imposed drought, likely associated with higher foliar concentrations of nitrogen and potassium.

In conclusion, this study provides valuable insights into the complex interactions between fertilization, drought stress, and the growth and development of common beech saplings. The findings demonstrate that high doses of fertilization can mitigate the negative impacts of drought on photosynthesis and nutrient status. However, the study also highlights the sensitivity of beech saplings to drought, with significant reductions in biomass production and shifts in resource allocation toward roots under irregular irrigation conditions.

KEYWORDS: nutrition; nutrient concentration; nutrient content; recovery; biomass

SADRŽAJ

PODACI O MENTORIMA.....	I
ZAHVALA.....	IV
SAŽETAK.....	VI
ABSTRACT.....	VII
KAZALO SLIKA.....	XV
KAZALO TABLICA.....	XXII
1. UVOD.....	1
1.1. Utjecaj klimatskih promjena na šumske ekosustave.....	1
1.2. Obična bukva u promjenjenim klimatskim uvjetima.....	2
1.3. Sušni stres kod biljaka: fiziološki mehanizmi i posljedice.....	3
2. PREGLED DOSADAŠNJIH ISTRAŽIVANJA.....	5
2.1. Istraživanja sušnog stresa kod obične bukve i njenog oporavka nakon suše.....	5
2.2. Utjecaj suše na usvajanje hraniva.....	9
2.3. Utjecaj gnojidbe na ishranu biljaka i ublažavanje negativnih utjecaja suše.....	14
3. CILJEVI ISTRAŽIVANJA.....	17
4. MATERIJALI I METODE.....	18
4.1. Osnivanje plasteničkog pokusa.....	18
4.2. Gnojidba istraživanih sadnica.....	20
4.3. Navodnjavanje istraživanih sadnica.....	21
4.4. Dizajn pokusa.....	22
4.5. Izmjera fizioloških značajki.....	23
4.5.1. Vodni potencijal u lišću.....	24
4.5.2. Fluorescencija klorofila <i>a</i>	24
4.5.3. Izmjena plinova između sadnica i okolne atmosfere.....	24
4.6. Izmjera biokemijskih značajki.....	25
4.6.1. Koncentracija i sadržaj biogenih makroelemenata.....	25

4.6.2. Fotosintetski pigmenti	26
4.7. Izmjera vegetativnog rasta.....	27
4.7.1. Visinski i debljinski prirast sadnica.....	27
4.7.2. Biomasa	27
4.8. Statistička obrada podataka	28
5. REZULTATI	30
5.1. Utjecaj suše i gnojidbe na vodni status bukovih sadnica.....	30
5.2. Utjecaj suše i gnojidbe na koncentracije biogenih makroelemenata u lišću bukovih sadnica.....	32
5.2.1. Dušik.....	33
5.2.2. Fosfor.....	35
5.2.3. Kalij	36
5.2.4. Kalcij	38
5.2.5. Magnezij	40
5.3. Utjecaj suše i gnojidbe na sadržaj biogenih makroelemenata u vegetativnim organima bukovih sadnica.....	42
5.3.1. Dušik.....	44
5.3.2. Fosfor.....	45
5.3.3. Kalij	46
5.3.4. Kalcij	47
5.3.5. Magnezij.....	48
5.4. Utjecaj suše i gnojidbe na koncentracije fotosintetskih pigmenata u lišću bukovih sadnica.....	49
5.4.1. Klorofil a	50
5.4.2. Klorofil b	51
5.4.3. Ukupni klorofili	52
5.4.4. Karotenoidi	53
5.5. Utjecaj suše i gnojidbe na fotosintezu bukovih sadnica.....	54

5.5.1. Provodljivost puči.....	56
5.5.2. Intercelularna koncentracija CO ₂	58
5.5.3. Stopa asimilacije CO ₂	60
5.5.4. Maksimalni kvantni prinos fotosustava II	64
5.5.5. Ukupna fotosintetska učinkovitost	66
5.6. Utjecaj suše i gnojidbe na rast bukovih sadnica	68
5.6.1. Visinski prirast.....	69
5.6.2. Debljinski prirast	70
5.6.3. Biomasa	71
6. RASPRAVA.....	75
6.1. Razina sušnog stresa i vrijeme oporavka nakon suše	75
6.2. Utjecaj suše i gnojidbe na stanje ishrane bukovih sadnica.....	75
6.3. Utjecaj suše i gnojidbe na raspodjelu mineralnih hraniva između vegetativnih organa	79
6.4. Utjecaj suše i gnojidbe na fotosintezu bukovih sadnica	82
6.5. Utjecaj suše i gnojidbe na rast i produkciju biomase bukovih sadnica	89
7. ZAKLJUČCI	91
8. LITERATURA	95
9. PRILOZI.....	122
ŽIVOTOPIS	123
AUTOROV POPIS OBJAVLJENIH RADOVA I SUDJELOVANJA	124

KAZALO SLIKA

- Slika 1.** Plastenik opremljen pomičnim krovom korišten u ovom istraživanju 18
- Slika 2.** Presađene jednogodišnje sadnice obične bukve 19
- Slika 3.** Shematski prikaz rasporeda navodnjavanja sadnica. Plava polja označavaju razdoblja redovitog navodnjavanja sadnica, dok žuto polje označava razdoblje inducirane suše kojoj su bile izložene sadnice u DH i DL tretmanima. 21
- Slika 4.** Prikaz dizajna pokusa korištenog u ovom istraživanju (koncept latinskog kvadrata 8x8). Sva četiri tretmana (WH - redovitog navodnjavanja uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovitog navodnjavanja uz visoku dozu gnojiva, WL - redovitog navodnjavanja uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovitog navodnjavanja uz nisku dozu gnojiva) zastupljena su dva puta u svakom redu i stupcu. Svaki kvadrat s oznakom tretmana predstavlja jedno ponavljanje tog tretmana s 35 sadnica u ponavljanju. 22
- Slika 5.** Uređaji pomoću kojih su mjerene fiziološke značajke istraživanih sadnica. Prijenosna tlačna komora pomoću koje je mjereno vodni potencijal u lišću (A), prijenosni fluorometar pomoću kojega je mjerena fluorescencija klorofila *a* (B) i prijenosna konzola za izmjeru izmjene plinova između sadnica i okolne atmosfere (C). 23
- Slika 6.** Sezonska dinamika vodnog potencijala u lišću prije svitanja (Ψ_{pd}) mjereno svakog tjedna od početka lipnja do kraja listopada za svaki tretman; redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva (WH), neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva (DH), redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (WL) i neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (DL) prikazan kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak suše, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja..... 31
- Slika 7.** Koncentracije dušika (N) u lišću bukovih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozom gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. Isprekidane crne horizontalne linije ukazuju na donju i gornju granicu normalne ishranjenosti obične bukve dušikom prema Mellert i Göttlein (2012). 34

Slika 8. Koncentracije fosfora (P) u lišću bukovih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. Isprekidane crne horizontalne linije ukazuju na donju i gornju granicu normalne ishranjenosti obične bukve fosforom prema Mellert i Göttlein (2012). 35

Slika 9. Koncentracije kalija (K) u lišću bukovih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. Isprekidane crne horizontalne linije ukazuju na donju i gornju granicu normalne ishranjenosti obične bukve kalijem prema Mellert i Göttlein (2012). 37

Slika 10. Koncentracije kalcija (Ca) u lišću bukovih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. Isprekidane crne horizontalne linije ukazuju na donju i gornju granicu normalne ishranjenosti obične bukve kalcijem prema Mellert i Göttlein (2012). 39

Slika 11. Koncentracije magnezija (Mg) u lišću bukovih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. Isprekidane crne horizontalne linije ukazuju na gornju granicu normalne ishranjenosti obične bukve magnezijem prema Mellert i Göttlein (2012). 41

Slika 12. Sadržaj dušika (N) u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanih na kraju vegetacijskog razdoblja prikazani su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu (za lišće) i Wilcox post-hoc testa (za stabljiku, krupni i sitni korijen) označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana za svaki pojedini dio sadnice..... 44

Slika 13. Sadržaj fosfora (P) u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanih na kraju vegetacijskog razdoblja prikazani su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu (za lišće) i Wilcox post-hoc testa (za stabljiku, krupni i sitni korijen) označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana za svaki pojedini dio sadnice..... 45

Slika 14. Sadržaj kalija (K) u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanih na kraju vegetacijskog razdoblja prikazani su pod utjecajem redovitog

(W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozom gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu (za lišće) i Wilcox post-hoc testa (za stabljiku, krupni i sitni korijen) označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana za svaki pojedini dio sadnice..... 46

Slika 15. Sadržaj kalcija (Ca) u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanih na kraju vegetacijskog razdoblja prikazani su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu (za lišće) i Wilcox post-hoc testa (za stabljiku, krupni i sitni korijen) označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana za svaki pojedini dio sadnice..... 47

Slika 16. Sadržaj magnezija (Mg) u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanih na kraju vegetacijskog razdoblja prikazani su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu (za lišće) i Wilcox post-hoc testa (za stabljiku, krupni i sitni korijen) označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana za svaki pojedini dio sadnice..... 48

Slika 17. Koncentracije klorofila *a* (Chl *a*) u lišću bukovih sadnica prikazane su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze

gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju, uz prikaz statistički značajnih razlika unutar svakog razdoblja. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja..... 50

Slika 18. Koncentracije klorofila *b* (Chl *b*) u lišću bukovih sadnica prikazane su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju, uz prikaz statistički značajnih razlika unutar svakog razdoblja. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja..... 51

Slika 19. Koncentracije ukupnih klorofila (Chl *a+b*) u lišću bukovih sadnica prikazane su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju, uz prikaz statistički značajnih razlika unutar svakog razdoblja. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. 52

Slika 20. Koncentracije kartotenoida (Car) u lišću bukovih sadnica prikazane su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju, uz prikaz statistički značajnih razlika

- unutar svakog razdoblja. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja..... 53
- Slika 21.** Sezonska dinamika provodljivosti puči (g_s) za tretmane visoke gnojidbe (A), tretmane niske gnojidbe (B) i sve tretmane (C) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak sušnog razdoblja, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja i početak post-sušnog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana prema Dunn post-hoc testu su označene zvjezdicom ($p < 0,05$). 57
- Slika 22.** Sezonska dinamika intercelularne koncentracije CO_2 (c_i) za tretmane visoke gnojidbe (A), tretmane niske gnojidbe (B) i sve tretmane (C) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak sušnog razdoblja, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja i početak post-sušnog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema Dunn post-hoc testu, označene su zvjezdicom ($p < 0,05$). 59
- Slika 23.** Sezonska dinamika stope fotosinteze (A) za tretmane visoke gnojidbe (A), tretmane niske gnojidbe (B) i sve tretmane (C) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak sušnog razdoblja, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja i početak post-sušnog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema Dunn post-hoc testu, označene su zvjezdicom ($p < 0,05$). 61
- Slika 24.** Sezonska dinamika maksimalnog kvantnog prinosa fotosustava II (F_v/F_m) za tretmane visoke gnojidbe (A), tretmane niske gnojidbe (B) i sve tretmane (C) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak sušnog razdoblja, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja i početak post-sušnog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema T- testu, označene su zvjezdicom ($p < 0,05$). 65
- Slika 25.** Sezonska dinamika indeksa fotosintetske učinkovitosti (PI_{total}) za tretmane visoke gnojidbe (A), tretmane niske gnojidbe (B) i sve tretmane (C) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak sušnog razdoblja, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja i početak post-sušnog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema T- testu, označene su zvjezdicom ($p < 0,05$). 67

Slika 26. Relativni visinski prirast (i_h) pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) na kraju vegetacijskog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a,b,c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika. 69

Slika 27. Relativni debljinski prirast (i_d) pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) na kraju vegetacijskog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a,b,c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika. 70

Slika 28. Udio biomase lišća (LB), stabljike (SB), krupnog korijena (CRB) i sitnog korijena (FRB) u ukupnoj biomasi (crni brojevi), te udio nadzemne biomase (crveni brojevi - gore) i podzemne biomase (crveni brojevi - dolje) u ukupnoj biomasi za različite tretmane: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. 74

KAZALO TABLICA

- Tablica 1.** Kemijski sastav supstrata pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojidbe na kraju vegetacijskog razdoblja 2020. i 2021. godine..... 20
- Tablica 2.** Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i tretmana (suša x gnojidba) na vodni potencijal u lišću prije svitanja (Ψ_{pd}) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju izračunat pomoću Kruskal-Wallis testa..... 30
- Tablica 3.** Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na koncentracije dušika (N), fosfora (P), kalija (K), kalcija (Ca) i magnezija (Mg) u lišću bukovih sadnica uzorkovanog u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e. 32
- Tablica 4.** Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na sadržaj dušika (N), fosfora (P), kalija (K), kalcija (Ca) i magnezija (Mg) u lišću izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e te u stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanom na kraju vegetacijskog razdoblja, pomoću Kruskal-Wallis testa 43
- Tablica 5.** Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na koncentracije klorofila *a* (Chl *a*), klorofila *b* (Chl *b*), ukupnih klorofila (Chl *a+b*) i karotenoida (Car) u lišću bukovih sadnica uzorkovanog u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e..... 49
- Tablica 6.** Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i tretmana (WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva) na provodljivost puči (g_s), intercelularnu koncentraciju CO₂ (c_i) i stopu asimilacije CO₂ (A) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju izračunato pomoću Kruskal-Wallis testa. 54
- Tablica 7.** Srednje vrijednosti \pm standardna pogreška provodljivosti puči (g_s), intercelularne koncentracije CO₂ (c_i) i stope asimilacije CO₂ (A) pod utjecajem suše (redovito - W u odnosu na neredovito - D navodnjavanje), gnojidbe (visoka - H u odnosu na nisku - L dozu gnojiva) i tretmana (WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH -

neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Rezultati Dunn post-hoc testa označeni su malim slovima (a,b,c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika..... 55

Tablica 8. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na maksimalni kvantni prinos fotosustava II (Fv/Fm) i indeks ukupne fotosintetske učinkovitosti (PI_{total}) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e. 62

Tablica 9. Srednje vrijednosti ± standardna pogreška maksimalnog kvantnog prinosa fotosustava II (Fv/Fm) i indeksa ukupne fotosintetske učinkovitosti (PI_{total}) pod utjecajem suše (redovito - W u odnosu na neredovito - D navodnjavanje), gnojidbe (visoka - H u odnosu na nisku - L dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba); WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Rezultati Tukey post-hoc testa označeni su malim slovima (a,b,c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika..... 63

Tablica 10. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na relativni visinski prirast (i_h) i relativni debljinski prirast (i_d) izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e. 68

Tablica 11. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na ukupnu suhu biomasu (TB), biomasu nadzemnog dijela (AGB), lišća (LB), stabljike (SB), podzemnog dijela (BGB), krupnog (CRB) i sitnog (FRB) korijena; omjer podzemnog i nadzemnog dijela (BGB/AGB), krupnog korijena i stabljike (CRB/SB), sitnog korijena i lišća (FRB/LB) izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e..... 71

Tablica 12. Srednje vrijednosti ± standardna pogreška ukupne suhe biomase (TB), biomase nadzemnog dijela (AGB), lišća (LB), stabljike (SB), podzemnog dijela (BGB), krupnog (CRB) i sitnog (FRB) korijena; omjera podzemnog i nadzemnog dijela (BGB/AGB), krupnog korijena i stabljike (CRB/SB), sitnog korijena i lišća (FRB/LB) pod utjecajem suše (redovito - W u odnosu na neredovito - D navodnjavanje), gnojidbe (visoka - H u odnosu na nisku - L dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba);

WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Rezultati Tukey post-hoc testa označeni su malim slovima (a,b,c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika..... 73

1. UVOD

1.1. Utjecaj klimatskih promjena na šumske ekosustave

Klimatske promjene predstavljaju jednu od najvećih prijetnji za postojeće šumske ekosustave u Europi (IPCC, 2013; Nunes i dr., 2022). Porast temperatura i promjene u oborinskom režimu, kao sastavna komponenta klimatskih promjena, imaju značajan utjecaj na funkcionalnost prirodnih šumskih ekosustava diljem kontinenta. Na području sjeverne Europe primjećen je značajan porast oborina tijekom zime i proljeća (Ossó i dr., 2022), a prognoze klimatskih modela ukazuju na nastavak ovog trenda (IPCC, 2021 a). U srednjoj i sjevernoj Europi očekuje se značajno povećanje temperatura zraka tijekom ljetnih mjeseci uz sve češću pojavu sušnih razdoblja (Spinoni i dr., 2020). Srednja i jugoistočna Europa predstavljaju najosjetljivija područja s očekivanim povećanjem intenziteta i trajanja suše te učestalijom pojavom toplinskih valova. Tome u prilog ide činjenica da je u posljednja dva desetljeća ovo područje već iskusilo značajan porast učestalosti sušnih razdoblja, koja su popraćena intenzivnim sušama i toplinskim valovima (EEA, 2012). U razdoblju od 2018. do 2020. godine, središnja Europa doživjela je jednu od najtežih i najdugotrajnijih suša od početka klimatskih zapisa (Peters i dr., 2020; Schuldt i dr., 2020; Büntgen i dr., 2021). Navedena suša, za razliku od prethodnih ekstremnih događaja, dogodila se pri izuzetno visokim ljetnim temperaturama i zahvatila je područje gotovo čitave Europe (Rakovec i dr., 2022). Budući da šumsko drveće ima dugu "životnu dob" koja mu otežava brzu prilagodbu na izmijenjene ekološke uvjete, šumski ekosustavi su izrazito ranjivi na ubrzano djelovanje klimatskih promjena (Kijowska-Oberc i dr., 2020). Negativan utjecaj klimatskih promjena u obliku narušavanja stabilnosti, strukture i biološke raznolikosti šumskih ekosustava zabilježen je u cijeloj Europi (Allen i dr., 2010; Hartmann i dr., 2022) pa tako i u Republici Hrvatskoj (Ognjenović, 2021; Trlin, 2021). To zahtjeva dodatnu pažnju posvećenu razumijevanju i predviđanju dugoročnih učinaka sušnih događaja na šumsko drveće, posebno na području srednje i jugoistočne Europe, gdje je većina vrsta šumskog drveća prilagođena vlažnijoj i hladnijoj klimi umjerenog toplinskog pojasa, s većom količinom oborina tijekom ljetnih mjeseci.

Predviđa se da će toplinski valovi i dugotrajne ljetne suše postati najznačajniji ograničavajući čimbenici za rast i opstanak drveća u Europi (Babst i dr., 2019). Smanjena produktivnost šumskih sastojina posljedica je jakih suša (Camarero i dr., 2018; Au i dr., 2023), a područje rasprostiranja vrsta osjetljivih na sušu u budućnosti bi se mogla značajno smanjiti (Thomas i dr., 2004). U skladu s tim, pretpostavlja se da bi središnja i južna Europa, pa tako i Republika Hrvatska, mogle biti najviše zahvaćene sušnim ekstremima, što bi moglo rezultirati

opadanjem produktivnosti i promjenom trenutnog sastava i/ili omjera vrsta u postojećim šumskim ekosustavima (Lindner i dr., 2010; Prudhomme i dr., 2014). Prema tome, klimatske promjene mogle bi imati negativan utjecaj na ekološke, ekonomske i socijalne aspekte gospodarenja šumskim ekosustavima diljem Europe (Hanewinkel i dr., 2013).

1.2. Obična bukva u promjenjenim klimatskim uvjetima

Obična bukva (*Fagus sylvatica* L.) je vrsta koja prirodno raste u brdovitim, planinskim i pretplaninskim područjima, te doseže sve do gornje granice šumske vegetacije. Zahvaljujući relativno velikoj plastičnosti prilagođena je širokom spektru ekoloških uvjeta (Stojnić i dr., 2015; Leuschner i dr., 2017; Wang i dr., 2020). Unatoč tome, obična bukva najbolje raste u klimatskim uvjetima umjerenog toplinskog pojasa s blagim zimama i vlažnim ljetima (Seletković i dr., 2003; Leuschner i dr., 2017; Pretzsch i dr., 2021), dok hladni i suhi klimatski uvjeti ograničavaju njezinu rasprostranjenost (Gessler i dr., 2007; Meier i dr., 2008; Bolte i dr., 2016; Leuschner, 2020). Kao dio čistih i mješovitih zajednica, obična bukva se rasprostire na oko 15 milijuna hektara Europskog teritorija (Brunet i dr., 2010). Obična bukva je u Hrvatskoj najrasprostranjenija vrsta šumskog drveća, koja zauzima površinu od oko milijun hektara, što čini polovinu šumske površine Republike Hrvatske i na koju otpada 37% ukupne drvene zalihe (ŠGO, 2016). Obična bukva u Europi najčešće pridolazi na staništima gdje prosječna srpanjska temperatura zraka iznosi od 16,9 do 23,0 °C, uz godišnju količinu oborina od 470 do 2000 mm (Leuschner, 2020). Iako je otporna na niske temperature, osjetljiva je na proljetne mrazeve, nedostatak vode i sušu (Backes i dr., 2000; Fotelli i dr., 2002; Bolte i dr., 2007; Gessler i dr., 2007). Sukladno tome, predviđeno povećanje učestalosti i intenziteta ljetnih vrućina i suša (IPCC, 2021b) moglo bi se negativno odraziti na njezinu vitalnost i konkurentnost (Peuke i dr., 2002; Gessler i dr., 2007; Rukh i dr., 2023). Brojna istraživanja potvrđuju ozbiljno narušavanje vitaliteta europskih bukovih šuma pogođenih sušom (Walther i dr., 2021; Martinez del Castillo i dr., 2022; Schuldt i dr., 2022, Ruhr i dr., 2024). Također, suša je uzrokovala djelomično ili potpuno sušenje krošanja, prerano opadanje lišća te promjene u njegovoj boji u bukovim šumama diljem Europe (Nussbaumer i dr., 2020; Bigler i dr., 2021; Arend i dr., 2022).

U periodu od 2018. do 2020. godine, suša je uzrokovala odumiranje sveukupno 14 milijuna kubičnih metara drvene zalihe listopadnih šuma, pri čemu znatan dio otpada upravo na običnu bukvu (BMEL, 2021). Novija istraživanja ukazuju na značajan pad prirasta obične bukve u cijeloj Europi (Leuschner i dr., 2022; Martinez del Castillo i dr., 2022). Prema posljednjim istraživanjima, u razdoblju od 1986. do 2020. godine u Republici Hrvatskoj došlo

je do pada prirasta bukve preko 30 % u odnosu na prirast od 1950. do 1985. godine (Martinez del Castillo i dr., 2022). Dendrološka istraživanja potvrdila su smanjen rast i povećanu stopu smrtnosti kao odgovor na sve jači intenzitet suše (Vitasse i dr., 2019; Archambeau i dr., 2020; Pretzsch i dr., 2020).

Pod utjecajem klimatskih promjena i suše, došlo je do pada vitaliteta stabala obične bukve, što pogoduje napadu sekundarnih štetnika i dovodi do povećanja mortaliteta u bukovim šumama (Corcobado i dr., 2020; Langer i dr., 2021). Prema podacima iz nacionalnih inventura šuma postojeća dobna struktura bukovih sastojina u Europi ukazuje na veliki udio starijih i starih sastojina spremnih za prirodnu obnovu (Forest Europe, 2020).

Navedeno povećava značajnost istraživanja preživljenja i sposobnosti prilagodbe bukvinog pomladka u izmijenjenim klimatskim uvjetima, s obzirom na to da je pomladak obične bukve posebno osjetljiv na sušu (Seletković i dr., 2003; Bolte i dr., 2016). Zbog plićeg korijenovog sustava, pomladak je podložniji kavitaciji u usporedbi s odraslim stablima (McDowell i dr., 2008; Walthert i dr., 2021), što otežava prirodno pomlađivanje bukovih sastojina u uvjetima suše. Posljedično, to može dovesti do smanjenja površine bukovih šuma (Fotelli i dr., 2002; Gessler i dr., 2007). Stoga je razumijevanje fiziološkog odziva bukovih sadnica na sušni stres i njihova sposobnost oporavka nakon izlaganja stresu od presudne važnosti za predviđanje budućeg rasta i opstanka bukovih sastojina u kontekstu globalnih klimatskih promjena (Niinemets, 2010; Pšidová i dr., 2015).

1.3. Sušni stres kod biljaka: fiziološki mehanizmi i posljedice

Sušni stres definira se kao stres nastao uslijed nedostatka optimalne količine vode potrebne za rast i razvoj biljaka (Zhu, 2002) koji nastaje kad biljke izgube više vode transpiracijom nego što je mogu usvojiti iz tla putem korijena. Kao odgovor na sušu, biljke zatvaraju puči u lišću kako bi smanjile transpiraciju (Peuke i dr., 2002), a dugoročno razvijaju dublji korijen kako bi usvojile što više vode iz tla (Markestijn i Poorter, 2009). Nepovoljni efekti sušnog stresa uključuju povećanje koncentracija reaktivnih kisikovih spojeva (ROS) što može dovesti do oksidativnog stresa u stanicama, poremećaje u fiziološkim i biokemijskim procesima kao što je sinteza ATP-a, smanjen unos CO₂, povećanje fotorespiracije i posljedično smanjenu stopu fotosinteze i rasta (Seleiman i dr., 2021). Tijekom suše, kao rezultat smanjene dostupnosti vode iz tla i povećane transpiracije dolazi do smanjenja vodnog potencijala u biljkama, gubitka turgorskog tlaka i poremećenih fizioloških funkcija. S porastom intenziteta suše, vodni potencijal u lišću obične bukve opada (Pflug i dr., 2018; Arend i dr., 2022). Vodni

potencijal je zapravo kemijski potencijal vode, ključan je za razumijevanje vodnog statusa biljaka, posebno u uvjetima suše. Mjerenje vodnog potencijala u lišću prije svitanja često se koristi kao metoda za procjenu vodnog statusa biljaka i razine sušnog stresa kojemu su izložene (Cochard i dr., 2001).

Reakcija biljaka na sušu je složena, a fiziološki mehanizmi obrane od sušnog stresa značajno utječu na funkcioniranje biljnog metabolizma u stresnim uvjetima. Tijekom evolucije, biljke su razvile različite prilagodbe i/ili fiziološke mehanizme kako bi se što efikasnije odupirale sušnom stresu (Lambers i dr., 2008; Batool i dr., 2020). Izbjegavanje suše i tolerancija na sušu su dvije glavne strategije prilagođavanja šumskog drveća na sušni stres. Strategija izbjegavanja suše uključuje mehanizme koji pomažu biljkama da se unatoč suši dobro opskrbljuju vodom, tj. da održe ravnotežu između količine usvojene i otpuštene vode iz svog organizma. Ti mehanizmi uključuju redukciju lisne (transpiracijske) površine i/ili vrlo efikasan mehanizam naglog zatvaranja puči s ciljem smanjenja transpiracije kao i produkciju dubljeg i razgranatijeg korijena koji omogućuje usvajanje vode iz većeg volumena tla (Comas i dr., 2013).

S druge strane, strategija tolerancije na sušu omogućuje biljkama normalno funkcioniranje čak i pri niskom vodnom potencijalu (Levitt, 1972; Verslues i dr., 2006). Osmotska prilagodba, antioksidativni obrambeni sustav i promijenjena dinamika fitohormona ključni su za održavanje stabilnog turgora u stanicama unatoč niskom vodnom potencijalu lišća. Ovi procesi omogućuju biljkama tolerantnim na sušu da nastave rast lišća i korijena, te da održavaju otvorene puči i normalno fotosintetiziraju, čak i u uvjetima suše (Kereša i dr., 2008., Panda i dr., 2021).

Opstanak biljaka u uvjetima ograničene dostupnosti vode ovisi o njihovoj sposobnosti da izbjegnu ili podnesu stres izazvan sušom, jednako kao i o kapacitetu za oporavak nakon ponovne dostupnosti vode (Chaves i dr., 2009). Proces oporavka ključan je element u definiranju otpornosti biljaka na sušu jer predstavlja sposobnost nekog sustava (pa tako i pojedine biljke, op.a.) da se vrati u stabilno stanje nakon poremećaja. Ovo stabilno stanje može biti ono koje je sustav imao prije poremećaja ili neko novo, alternativno stabilno stanje. Brzina oporavka često se smatra pokazateljem otpornosti sustava na buduće poremećaje, što u konačnici utječe na dugoročnu stabilnost cijelog ekosustava (Tilman i Downing, 1994).

Ključni aspekti oporavka uključuju obnovu rasta i fotosinteze, koji su od vitalne važnosti za povratak cjelokupne funkcionalnosti biljke. Oporavak rasta korijena i ksilema presudan je za ponovno uspostavljanje sposobnosti biljke da usvaja vodu i mineralne tvari iz

tla te da ih efikasno transportira do nadzemnih organa (Hagedorn i dr., 2016; Choat i dr., 2018; Hikino i dr., 2022). Oporavak asimilacije, odnosno sposobnosti biljke da vrši fotosintezu i skladišti energiju, također igra ključnu ulogu. Ovaj proces omogućuje biljkama da nadoknade iscrpljene resurse, sintetiziraju obrambene spojeve i potaknu daljnji rast nakon popuštanja sušnoga stresa (Crisp i dr., 2016). Dosadašnja istraživanja često su usmjerena na samo jedan ili tek nekoliko spomenutih mehanizama, što vjerojatno ne odražava stvarnu složenost procesa. Uz to, malo je vjerojatno da su mehanizmi (npr. fiziološki ili oni posredovani hranivima) koji pokreću oporavak ili promjene u biljci nakon suše vođeni samo jednim čimbenikom, s obzirom na to da je identificirano više čimbenika koji poboljšavaju oporavak nakon suše. Iz tog razloga potrebno je unaprijediti ovo područje istraživanja proučavanjem sveobuhvatnih mehanizama, s posebnim naglaskom na one koji povezuju procese i odzive biljaka ispod i iznad površine tla.

2. PREGLED DOSADAŠNJIH ISTRAŽIVANJA

2.1. Istraživanja sušnog stresa kod obične bukve i njenog oporavka nakon suše

Mehanizmi prilagodbe na sušu kod sadnica obične bukve vrlo su složeni i ovise o više međusobno djelujućih parametara kao što su jačina (Allen i dr., 2010) i trajanje suše (Gessler i dr., 2020), ali i ostalim uvjetima u tlu kao što su količina biogenih elemenata, tj. hraniva (Salehi i dr., 2020). Navedene sastavnice mogu imati različiti utjecaj na fiziološku (González de Andrés i dr., 2021) i morfološku prilagodbu bukovih sadnica (Zang i dr., 2021).

U uvjetima suše, pojačana transpiracija može dovesti do stvaranja mjehurića u ksilemu, poznatog kao kavitacija, ili do embolije, što je potpuno zatvaranje provodnih elemenata (Tomasella i dr., 2019). Nastanak embolije znači da se provodni elementi blokiraju i onemogućavaju prijenos vode između korijena i lišća (McDowell i dr., 2008). Osjetljivost na emboliju, odnosno začepljenje provodnih elemenata zrakom, ključna je fiziološka značajka koja određuje granice tolerancije na sušu kod različitih vrsta drveća (Choat i dr., 2012). Kod obične bukve zabilježene su različite vrijednosti vodnog potencijala u lišću pri kojima dolazi do embolije. Hacke i Sauter (1995) u svom istraživanju navode vrijednost od $-1,9$ MPa pri kojoj se javlja embolija pomlatka bukve, dok je istraživanje Waltherta i dr. (2021) pokazalo da embolija u provodnom sustavu bukve počinje pri vrijednostima vodnog potencijala lišća od $-1,3$ do $-2,1$ MPa.

Istraživanja na bukvi pokazala su da s padom vodnog potencijala u lišću dolazi i do pada provodljivosti puči (Pflug i dr., 2018), što također ograničava unos ugljičnog dioksida potrebnog za fotosintezu. Kao rezultat smanjuje se stopa fotosinteze, što negativno utječe na

proizvodnju organskih tvari (Peuke i dr., 2002; Knutzen i dr., 2015). Fotosinteza u uvjetima suše može biti ograničena i zbog drugih čimbenika kao što su smanjena metabolička aktivnost u stanicama, smanjena fotofosforilacija, odnosno sinteza ATP-a, ograničena regeneracija molekule RuBP (ribuloza-1,5-bisfosfat), ključnog akceptora CO₂ u Calvinovom ciklusu te smanjena aktivnost enzima Rubisco, ključnog enzima u fiksaciji CO₂ (Medrano i dr., 2002; Flexas i dr., 2004 a; Yang i dr., 2021). Smanjenje fotosintetske aktivnosti uslijed suše može biti povezano s promjenama u odgovarajućim biokemijskim komponentama i procesima u biljci. Jedna od najosjetljivijih komponenti na sušni stres je fotosustav II (PSII). Mjerenje fluorescencije klorofila je metoda koja omogućuje procjenu fotokemijske učinkovitosti funkcioniranja PSII (Banks, 2018). Ova metoda se koristi za proučavanje fotosintetskog aparata i pouzdani je pokazatelj reakcije biljaka na različite čimbenike stresa (Stirbet i dr., 2018). Praćenjem parametara fluorescencije klorofila emitiranog iz PSII, poput Fo (minimalni intenzitet fluorescencije), Fv (varijabilna fluorescencija), Fm (maksimalni intenzitet fluorescencije) i Fv/Fm (maksimalni kvantni prinos fotosutava II) može se utvrditi disipacija dijela energije koja se ne koristi u fotokemijskim reakcijama (Strasser i dr., 2004; Stirbet i Govindjee, 2011). PI_{total} (indeks ukupne fotosintetske učinkovitosti) je osjetljiviji parametar od Fv/Fm i definira se kao umnožak indeksa učinkovitosti i vjerojatnosti da elektron prijeđe od reduciranih međusustavnih akceptora elektrona do krajnjih akceptora elektrona u PSI (Albert i dr., 2011). Ovi parametri fluorescencije služe kao kvantitativni pokazatelji poremećaja u transportu elektrona u PSII. Primjenom metode mjerenja fluorescencije klorofila, odnosno kvantificiranjem navedenih parametara, može se odrediti stupanj oštećenja fotosintetskog aparata i time posredno steći uvid u sposobnost biljaka da podnesu stres.

Istraživanja na običnoj bukvi pokazala su značajno snižene vrijednosti Fv/Fm pod utjecajem suše (García-Plazaola i Becerril, 2000 a; Gallé i Feller, 2007), dok u drugim istraživanjima Fv/Fm nije bio promijenjen unatoč sušnom stresu (Tognetti i dr., 1995; Pflug i dr., 2018). Zbog različite osjetljivosti Fv/Fm na sušni stres, čak i kod iste vrste (García-Plazaola i Becerril, 2000 b; Gallé i Feller, 2007; Pflug i dr., 2018; Bussotti i dr., 2020), za utvrđivanje negativnih utjecaja suše koristi se i parametar PI_{total} (Živčák i dr., 2014; Arend i dr., 2016; Pflug i dr., 2018).

Dužina i intenzitet suše značajno utječu na fotosintetski odziv kod sadnica obične bukve (Allen i dr., 2010; Gessler i dr., 2020). U uvjetima blagog do umjerenog sušnog stresa bukva ima sposobnost prilagodljivosti rada puči te može optimizirati stopu fotosinteze održavajući ju na zadovoljavajućem nivou (Peuke i dr., 2002; Aranda i dr., 2012). U uvjetima jake suše i

ozbiljnog sušnog stresa može doći do fotokemijskih oštećenja (Gallé i Feller, 2007). U eksperimentu Galléa i Feller (2007), maksimalna aktivnost fotosustava II bila je značajno smanjena kod sadnica obične bukve izloženih dugotrajnom sušnom stresu, ukazujući na moguća oštećenja kloroplasta. Suša povećava proizvodnju reaktivnih kisikovih spojeva (ROS) u kloroplastima, što može rezultirati oksidativnim stresom i oštećenjem DNA, proteina, fotosintetskih pigmenata i membranskih lipida (Waraich i dr., 2011). Smanjen sadržaj fotosintetskih pigmenata, poput klorofila i karotenoida, tipičan je simptom oksidativnog stresa uslijed suše (Taiz i dr., 2018), što dodatno ograničava fotosintetski potencijal i primarnu proizvodnju obične bukve, što je potvrđeno u nekoliko istraživanja (Tognetti i dr., 1995; García-Plazaola i Becerril, 2000; Gallé i Feller, 2007).

Nakon što suša završi i voda ponovno postane dostupna, brz oporavak vodnog potencijala ključan je za cjelokupno funkcioniranje biljnih organizama (Ruehr i dr., 2019). Sposobnost oporavka od kavitacije i embolije postiže se kroz različite mehanizme. Jedan od tih mehanizama oporavka je "filtriranje" vode od zračnih mjehurića pri prelasku vode iz apoplastnog u simplastni put u endodermi i/ili ektodermi korijena (Vukadinović i dr., 2014). Noću, kad je transpiracija niska, povećava se tlak u ksilemu i nastali mjehurići mogu se ponovno otopiti u vodi. Osim toga, drvenaste vrste imaju sekundarni rast tijekom kojeg se svake godine razvijaju novi elementi ksilema koji preuzimaju funkciju provođenja vode (Nardini i dr., 2018).

Povećanjem vodnog potencijala dolazi do otvaranja puči kod obične bukve (Tognetti i dr., 1994; Gallé i Feller, 2007). Ako tijekom suše nije došlo do nepovratnih oštećenja u ksilemu, obična bukva ima sposobnost oporavka fotosintetske aktivnosti nakon što voda ponovno postane dostupna (Gallé i Feller, 2007; Arend i dr., 2016; Yang i dr., 2022). Brzina oporavka fotosintetske aktivnosti često se razlikuje između različitih populacija, pri čemu populacije prilagođene sušnim uvjetima pokazuju veću otpornost na sušu i brži oporavak nakon popuštanja suše (Pšidová i dr., 2015; Arend i dr., 2016). Osim o genetskoj prilagođenosti, dosadašnja istraživanja bavila su se i mehanizmima oporavka te razlikama u brzini oporavka fotosinteze s obzirom na jačinu (Zang i dr., 2014) i trajanje prethodne suše (Yang i dr., 2022). Nakon kratkotrajnih suša, zabilježen je brzi oporavak i prilagodba na smanjenu dostupnost vode (Gessler i dr., 2020), pri čemu oporavak može trajati od nekoliko dana (Tognetti i dr., 1994; Pšidová i dr., 2015) do nekoliko tjedana (Gallé i Feller, 2007; Zang i dr., 2014). S druge strane, dugotrajne suše mogu značajno narušiti sposobnost drveća za oporavak, odgađajući ga čak do iduće vegetacijske sezone (Massonnet i dr., 2024).

Suša je i glavni ograničavajući faktor za rast i razvoj biljaka (Larcher, 1980). Smanjena stopa fotosinteze ograničava proizvodnju organskih spojeva potrebnih za rast i akumulaciju biomase, što dovodi do usporenog rasta i manje ukupne biomase biljke (Wiley i Helliker, 2012). Negativan utjecaj suše na bukvu potvrđen je prethodnim istraživanjima koja pokazuju da suša dovodi do smanjenja rasta kambija i jednogodišnjih izbojaka (Backes i Leuschner, 2000; Dittmar i dr., 2003; Lebourgeois i dr., 2005; Gessler i dr., 2007; Granier i dr., 2007; Thiel i dr., 2014; Liu i dr., 2017). Suša posebno utječe na razvoj korijenskog sustava, pri čemu dolazi do veće redukcije biomase korijena nego nadzemnog dijela, što može dovesti do smanjenog omjera korijena i nadzemnog dijela biljke (Fotelli i dr., 2001; Löf i dr., 2005; Meier i Leuschner, 2008 a). Prema teoriji optimalne raspodjele, biljke u uvjetima nedostatka vode alociraju više ugljika i hraniva za rast korijena nego za rast nadzemnih organa (Bloom i dr., 1985). Ograničen rast biljaka pod utjecajem suše često je posljedica promjene ravnoteže ugljika, koja ovisi o raspodjeli asimilata između različitih organa te o ravnoteži između procesa fotosinteze i disanja (Flexas i dr., 2006; Ouyang i dr., 2021). Održavanje aktivne funkcije skladištenja ugljikohidrata nauštrb rasta pokazalo se ključno za preživljavanje obične bukve u uvjetima dugotrajne i ekstremne suše (Chuste i dr., 2020).

Prema istraživanjima Rose i dr. (2009) te Tognetti i dr. (1995), sadnice bukve iz sušnijih provenijencija pokazuju veći omjer podzemne i nadzemne biomase, što ukazuje na adaptivne promjene i kompromise između tolerancije na stres i procesa rasta. Povoljan omjer korijena i nadzemnih organa može biti ključna prilagodba koja osigurava pristup vodi u tlu u sušnim područjima (Nikolova i dr., 2020). Morfološke promjene koje nastaju kao obrambeni odgovor biljaka na sušu uključuju smanjenu produkciju biomase lišća i povećanu produkciju finog korijena (Meier i Leuschner, 2008). Ove promjene značajno utječu na buduću otpornost biljaka na sušu, jer smanjuju transpiraciju i poboljšavaju apsorpciju vode iz tla (Gessler i dr., 2016). Obična bukva je u stanju održati rast sitnog korijena tijekom suše te tako nadoknaditi gubitke intenzivnim rastom novog sitnog korijena nakon završetka sušnog perioda (Leuschner i dr., 2001).

Osim dostupnosti vode, dostupnost hraniva u tlu značajno utječe na rast korijena i ukupnu proizvodnju biomase biljaka (Torreano i Morris, 1998; Sayer i dr., 2005; Trubat i dr., 2006; Darychuk i dr., 2012). Gnojidba tijekom uzgoja sadnica igra ključnu ulogu u oblikovanju sadržaja mineralnih hraniva, što direktno utječe na kapacitet remobilizacije hraniva (Millard i Grelet, 2010; Villar-Salvador i dr., 2015) i stopu fotosinteze (Evans, 1989; Oliet i dr., 2013; Zhang i dr., 2018). Povećana fotosinteza i efikasna remobilizacija hraniva potiču rast korijena

(Villar-Salvador i dr., 2012; Uscola i dr., 2015). Veće i dobro ishranjene sadnica imaju bolji vitalitet u odnosu na lošije ishranjene sadnice s nižim sadržajem hraniva (Villar-Salvador i dr., 2012). Iako postoji opsežna literatura o utjecaju dostupnosti hraniva u tlu na rast i produkciju biomase (Forde i Lorenzo, 2001; López-Bucio i dr., 2003; Wang i dr., 2013 a), učinci interakcije suše i gnojidbe na rast i produkciju biomase sadnica obične bukve nedovoljno su istraženi. Istraživanja su pokazala da visoka ili niska dostupnost hraniva u tlu može ublažiti ili pojačati negativne učinke suše na drveće (Gessler i dr., 2016). Međutim, veza između dostupnosti hraniva i kapaciteta oporavka još uvijek nije u potpunosti istražena i zahtjeva daljnja istraživanja.

2.2. Utjecaj suše na usvajanje hraniva

Voda ima višestruku ulogu u usvajanju mineralnih hraniva kod biljaka. Ona otapa mineralna hraniva u tlu, pomaže u kretanju hraniva prema korijenu te stvara turgor u stanicama korijena koji poboljšava njegovu sposobnost apsorpcije hraniva iz tla (Bederedse i dr., 2007). Apsorpcija hraniva od strane biljaka važan je proces koji omogućuje biljkama preuzimanje potrebnih hraniva iz tla. Ovaj proces uključuje nekoliko važnih koraka i mehanizama. Prijenos hraniva iz tla na površinu korijena i/ili u njegovu neposrednu blizinu uglavnom se odvija na tri načina: difuzijom, masovnim strujanjem ili konveksijom i kontaktnom zamjenom ili kontaktnim usvajanjem hraniva (Sever i Škvorc, 2018). Difuzija je pasivni proces u kojem se ioni kreću iz područja veće koncentracije prema području manje koncentracije. S druge strane, konveksija uključuje premještanje hraniva zajedno s vodom koja se kreće kroz tlo, što je često potaknuto gravitacijom ili transpiracijom biljke. Kontaktna zamjena je proces u kojem dolazi do izmjene iona između korijena i koloidnih čestica tla. Na primjer, H^+ ioni iz korijena zamjenjuju druge pozitivne ione poput K^+ i Ca^{2+} koji su vezani na čestice tla. Ova zamjena se odvija u ekvivalentnom omjeru, što znači da svaki H^+ ion koji se oslobodi iz korijena zamjenjuje jedan drugi ion iz tla. Intenzitet ove kontaktne zamjene ovisi o veličini aktivne površine korijena, posebno u zoni korijenovih dlačica koja dolazi u izravan kontakt s koloidnim kompleksom tla. Razvoj snažnoga korijenja znatno povećava sposobnost biljaka da usvajaju vodu i hranive tvari iz tla jer na taj način zahvaćaju sve veći volumen tla (Brunner i dr., 2015; Zhou i dr., 2018). U uvjetima kada korijen bujno raste dolazi do naglog povećanja njegove površine koju znatno povećavaju korijenove dlačice, a koje lako mogu doći u neposredan dodir s koloidnim česticama tla. Ipak, samo mali dio apsorpcije hraniva, svega 1-2% od ukupne apsorpcije hraniva kod biljaka, odvija se putem kontaktne zamjene (Jenny i Overstreet, 1938).

Nakon što ioni dođu do površine korijena, oni se nakupljaju u stanicama korijena. Ovaj proces uključuje radijalno kretanje iona od površine korijena prema unutrašnjosti, odnosno prema ksilemu, kroz apoplast i simplast. Aktivna apsorpcija hraniva odvija se kroz plazmaleme epidermalnih stanica i kore korijena. Ovaj složeni proces uključuje membranske proteine koji djeluju kao pumpe, nositelji i kanali, omogućujući prijenos iona unutar stanica. Također, mikorizne gljive igraju važnu ulogu u apsorpciji hraniva, povećavajući površinu korijena i olakšavajući unos nutrijenata (Pallardy, 2008). Količina hraniva koje korijenje apsorbira varira ovisno o vrsti biljke, genotipu, plodnosti tla, opskrbi tla vlagom (uključujući sušu i poplavu) te metabolizmu korijena (Pallardy, 2008).

Postoji 17 elemenata koji se smatraju esencijalnim (biogenim) za biljke kako bi dovršile svoj životni ciklus (Waraich i dr., 2011) i podijeljeni su u dvije kategorije: makroelementi i mikroelementi. Makroelementi ili makrohraniva su elementi potrebni biljkama u relativno velikim količinama, obično najmanje 1000 ppm, kao što su dušik (N), fosfor (P), kalij (K), kalcij (Ca), magnezij (Mg) i sumpor (S). Mikroelementi ili mikrohraniva su elementi koji su biljkama potrebni u mnogo manjim količinama te uključuju željezo (Fe), mangan (Mn), cink (Zn), bakar (Cu), bor (B), molibden (Mo), klor (Cl) i nikal (Ni). Svaki od navedenih makroelemenata važan je za normalno funkcioniranje biljnog organizma, a nedostatak bilo kojeg od ovih elemenata može rezultirati različitim fiziološkim poremećajima u biljkama, što u konačnici može utjecati na njihov odziv na sušni stres (Taiz i dr., 2018).

Smanjena količina vode u tlu uslijed suše negativno utječe na pokretljivost iona i kontaktnu površinu korijena s vodom, što otežava usvajanje hraniva (Chapin, 1980; Lambers i dr., 2008). To se negativno odražava na stanje ishrane kod stabala obične bukve (Brunner i dr., 2015) i rezultira nižim koncentracijama biogenih elemenata u lišću (Seletković i Potočić, 2006). Koncentracije biogenih elemenata i njihovi odnosi u lišću omogućuju nam uvid u stanje ishrane šumskog drveća (De Vries i dr. 2000). Stanje ishrane biljke odražava stupanj u kojem je rezerva hraniva u tlu sposobna odgovoriti zahtjevima biljake za ishranom u određenim uvjetima (Landis, 1985). Biljke usvajaju dušik u mineralnom obliku kao nitratne (NO_3^-) i amonijeve (NH_4^+) ione (Marschner, 2012), a zbog njegove važne uloge u biljci smanjena opskrba dušikom uslijed suše može dovesti do ozbiljnih poremećaja u fiziološkim i biokemijskim procesima. Jedan od glavnih problema koji se javlja zbog nedostatka dušika je smanjena sinteza aminokiselina i proteina (Marschner, 2012). Nedostatak proteina usporava rast biljke, smanjuje njezinu sposobnost za proizvodnju energije i ometa oporavak od stresa uzrokovanog sušom. Nadalje, nedovoljna sinteza nukleinskih kiselina, poput DNK i RNK, može ograničiti diobu

stanica i stvaranje novih tkiva što vodi do zaustavljanja rasta novih izbojaka, korijena i listova te dodatno smanjuje kapacitet biljke da se prilagodi nepovoljnim uvjetima (Pallardy, 2008). Dušik je sastavni dio klorofila pa smanjena dostupnost dušika uzrokuje klorozu, što negativno utječe na fotosintezu (Pallardy, 2008). Posljedično, smanjuje se produkcija energije, a biljka postaje još manje otporna na stresne uvjete, poput suše (Taiz i dr., 2018). Nadalje, nedostatak dušika otežava sintezu drugih organskih spojeva poput fitohormona koji su važni za prilagodbu na stresne uvjete. Ovi spojevi reguliraju rast i razvoj biljke, a njihova smanjena proizvodnja dodatno ugrožava otpornost biljke na sušu. Također, dolazi do promjena u vodnom statusu biljke, jer je dušik ključan za regulaciju osmotskog tlaka unutar stanica (Taiz i dr., 2018). Nedostatak dušika može smanjiti sposobnost biljke da zadržava vodu, što dovodi do brže dehidracije u uvjetima suše (da Silva i dr., 2011). Salehi i dr. (2020) otkrili su da stabla bukve koja rastu na sušnim staništima imaju nižu koncentraciju dušika u lišću u usporedbi s onima koja rastu na vlažnijim staništima, što bi mogla biti posljedica smanjenog pritjecanja hraniva do korijena odnosno smanjene difuzije iona i konveksije u pedosferi ili posljedica smanjene mikrobiološke aktivnosti i niže brzine razgradnje (Kreuzwieser i Gessler, 2010).

Fosfor u biljci je sastavni dio adenozin di-fosfata (ADP) i adenozin tri-fosfata (ATP) koji se koriste u fotosintezi za pretvaranje svjetlosne energije u kemijsku energiju, te u staničnom disanju. Osim toga ovaj element služi u modifikaciji aktivnosti enzima u fosforilaciji, aktivaciji proteina, regulaciji metaboličkih procesa i stanične signalizacije te njezine diobe (Barker i Pilbeam, 2015). Također, fosfor izgrađuje važne strukturne spojeve poput fosfolipida (gradivni elementi biomembrana), nukleotida, DNK i RNK (Barker i Pilbeam, 2015). Kao i kod dušika, nedostatak fosfora često je ograničavajući faktor za razvoj biljaka (Sardans i Peñuela, 2004). Kod biljaka koje se uzgajaju u uvjetima nedostatka fosfora dolazi do općeg smanjenja većine metaboličkih procesa. To uključuje usporavanje diobe i rasta stanica, kao i smanjenje respiracije i fotosinteze (Marschner, 2012). Biljke usvajaju fosfor iz tla uglavnom u obliku aniona fosfata (H_2PO_4^- ili HPO_4^{2-}), koji su prisutni u otopini tla (Mengel i Kirkby, 2001). Međutim, fosfor je u tlu često je slabo dostupan zbog svoje niske mobilnosti i tendencije da se veže za mineralne čestice tla, pogotovo za vrijeme suše (Schachtman i dr., 1998; Passioura, 2002; Rausch i Bucher, 2002). Smanjene koncentracije fosfora u lišću sadnica bukve upravo su rezultat smanjene pokretljivosti fosfata u tlu uzrokovane sušom (Peuke i Rennenberg, 2004).

Kalij igra ključnu ulogu u regulaciji vodnog statusa biljaka, aktivaciji enzima, sintezi proteina i fotosintezi. Biljke usvajaju kalij iz tla u obliku otopljenog K^+ iona, a njegov unos se

odvija pasivno kroz korijen, osim kada su koncentracije K^+ u tlu vrlo niske te se tada kalij usvaja aktivno (Taiz i dr., 2018). Koncentracije kalija u lišću bukve pokazala su drugačiji odziv na sušu od ostalih makroelemenata. Istraživanja u prirodnim sastojinama bukve (Salehi i dr., 2020), kao i pokusi na bukovim sadnicama u kontejnerima (Zang i dr., 2021), pokazala su da koncentracije kalija u lišću rastu s povećanjem suše u tlu. Ioni kalija (K^+) imaju važnu ulogu u regulaciji osmotske aktivnosti stanice, te aktivaciji mnogih enzima važnih za proces fotosinteze i respiracije te je kalij ključan za vodni status biljke te regulaciju otvaranja puči (Mengel i dr., 2001). Povećanje kalijevih iona u lišću olakšava regulaciju otvaranja i zatvaranja puči te održavanje procesa fotosinteze (Mengel i dr., 2001; Marschner, 2012).

Kalcij je esencijalni makroelement koji ima širok spektar funkcija u biljnim stanicama (Pallardy, 2008). Ioni kalcija (Ca^{2+}) sudjeluju u sintezi staničnih stijenki, formiranju diobenog vretena tijekom mitoze te doprinose stabilnosti i funkciji biomembrana, značajno utječući na aktivnost fitohormona, a time i na rast biljaka i aktivnost apikalnih meristema (Pallardy, 2008). Za razliku od drugih kationa, kalcij ima manju ulogu u aktivaciji enzima, a njegova funkcija u metabolizmu povezana je s regulacijom propusnosti membrana za različite tvari, uključujući elektrone i protone, što ga čini važnim za fotosintezu i disanje. Kalcij se pretežno usvaja aktivnom zonom korijena, a njegovo usvajanje znatno je sporije u odnosu na većinu drugih elemenata. Prema Hu i Schmidhalteru (2005), usvajanje kalcija se blago smanjuje u uvjetima suše u usporedbi s fosforom i kalijem, čija je apsorpcija znatno smanjena. Na temelju šestogodišnjeg terenskog eksperimenta simulacije suše u zimzelenoj šumi hrasta crnike, Sardans i dr. (2008) zaključili su da se koncentracije kalcija u lišću smanjuju pod utjecajem suše, što je pripisano smanjenoj transpiraciji uslijed suše odnosno smanjenom transpiracijskom usisu. Istraživanje međuovisnosti stanja ishrane obične bukve i klimatskih uvjeta tijekom razdoblja od dvanaest godina u zreloj sastojini bukve pokazalo je da suša najviše utječe na koncentracije kalcija u lišću (Ognjenović i dr., 2020). Djelujući kao protuteža kaliju, kalcij također igra važnu ulogu u otvaranju i zatvaranju puči i regulaciji vodne ravnoteže drveća (Raghavendra i dr., 2010). S obzirom da su i kalij i kalcij pozitivno nabijeni ioni (kationi) koji međusobno konkuriraju za unos od strane korijena biljke, visoka dostupnost jednog kationa može inhibirati apsorpciju drugog. Stoga se nedostatak kalcija u sušnim godinama često se može povezati s povećanim usvajanjem kalijem (Wallace i Mueller, 1980).

U biljnoj stanici ion magnezija (Mg^{2+}) ima važnu ulogu u aktivaciji enzima koji pokreću disanje, fotosintezu, sintezu molekula DNK i RNK (Pallardy, 2008). Ion magnezija nalazi se u središtu molekule klorofila, koju okružuju četiri atoma dušika. Budući da je magnezij sastavni

dio molekula klorofila i enzimskih procesa povezanih s fotosintezom i respiracijom, asimilacija ugljika i transformacija energije izravno su pogođene nedostatkom magnezija (Merhaut 2007). Pri nedostatku magnezija u skladu s funkcijom Mg^{2+} u sintezi proteina, udio dušika u proteinima se smanjuje, dok se udio neproteinskog dušika povećava u lišću s nedostatkom magnezija (Marschner, 2012). Usvajanje magnezija je aktivan proces, uglavnom ograničen na aktivnu zonu korijena, a nedostatak vode u tlu i suša dodatno povećavaju simptome nedostatka magnezija. Grabašová i Martinková (2001) su otkrili da suša uzrokuje smanjenje sadržaja dušika i magnezija tijekom razdoblja rasta obične smreke, pri čemu je potrebno jedna ili više godina da se obnovi dovoljna do optimalna razina mineralne prehrane, ovisno o stupnju stresa. Suprotno tome, istraživanje na 4,5 godišnjim sadnicama obične bukve iz 11 različitih provincija nije pokazalo promjene u koncentraciji magnezija u lišću uslijed simulirane ljetne suše (Peuke i Rennenberg, 2011). Također umjereni sušni stres (u trajanju od 30 dana) nije značajno utjecao na koncentraciju magnezija u lišću bukovih sadnica u usporedbi s kontrolnim sadnicama koje su redovito zalijevane. Salehi i dr. (2020) nisu utvrdili povezanost između koncentracija magnezija u lišću i vlažnosti u tlu. Osim toga, postoje značajne razlike među vrstama i genotipovima u pogledu usvajanja različitih hraniva. Apsorpcija hraniva ne ovisi samo o vlažnosti tla i metabolizmu korijena, već i o plodnosti tla (Pallardy, 2008).

Drveće ima sposobnost retranslocirati hraniva pohranjena u svojim skladišnim tkivima u korijenu i stabljici tijekom sušnog razdoblja, kada je usvajanje hraniva iz tla otežano (Millard i Grelet, 2010; Lambers i Oliveira, 2019). Ova sposobnost retranslokacije hraniva može djelomično nadoknaditi smanjeni unos hraniva tijekom suše, što je ključno za održavanje vitalnih funkcija biljaka (Rennenberg i dr., 2006). Na primjer, istraživanje Nikolova i dr. (2020) je pokazalo da se koncentracija dušika u sitnom korijenu obične bukve povećala nakon ekstremne suše, što ukazuje na mobilizaciju dušika iz drugih dijelova biljke. S druge strane, koncentracija dušika u korijenju i lišću sadnica bukve nije se promijenila pod utjecajem suše, što sugerira da različiti dijelovi biljke mogu reagirati različito na stresne uvjete (Leberecht i dr., 2016). Osim dušika, retranslokacija može uključivati i druga hraniva, poput fosfora i kalija, koji su važni za fotosintezu i oporavak biljke nakon suše. Ova strategija ne samo da pomaže u održavanju turgora i funkcije puči, već također podržava fotosintezu i proizvodnju nestrukturnih ugljikohidrata (NSC), koji su bitni za preživljavanje biljaka tijekom sušnih uvjeta (Meller i dr., 2020; Zang i dr., 2021). Ipak ova sposobnost i dalje nije dovoljno istražena te ostaje nejasno u kojoj mjeri obična bukva koristi retranslokaciju hraniva kao strategiju prilagodbe sušnim uvjetima.

2.3. Utjecaj gnojidbe na ishranu biljaka i ublažavanje negativnih utjecaja suše

S obzirom na prethodno navedene negativne učinke suše na stanje ishrane, dostupnost i usvajanje biogenih makroelemenata poput dušika, fosfora, kalija, kalcija i magnezija igraju ključnu ulogu u prilagodbi i otpornosti drveća na sušni stres. Jedan od načina za povećanje dostupnosti hraniva u tlu, a time i poboljšanje apsorpcije hraniva od strane biljaka, uključuje primjenu mineralnih gnojiva. Istraživanja pokazuju da dodavanje gnojiva može nadoknaditi smanjenu pokretljivost iona i njihov smanjeni aktivni prijenos tijekom suše, omogućavajući biljkama adekvatnu opskrbu hranivima (Schönbeck i dr., 2020; Geremew i dr., 2021). Povećana dostupnost hraniva u tlu može značajno poboljšati nutritivni status biljaka, što je ključno za njihovu prilagodbu i otpornost na stres uzrokovan sušom (Gessler i dr., 2016).

Gnojidba mineralnim gnojivima uobičajen je uzgojni postupak u šumskim rasadnicima (Haase i dr., 2006; Schmal, i dr., 2011; Uscola i dr., 2015; Drvodelić i Oršanić, 2020; Potočić i dr., 2020). Ona osigurava proizvodnju kvalitetnih sadnica s optimalnom razinom mineralnih hraniva i dobro razvijenim korijenom (Haase, 2007; Drvodelić i Oršanić, 2020). Mineralna gnojiva sadrže lako pristupačne ione koje biljka može lako usvojiti putem korijena. Kompleksna mineralna gnojiva sadrže najbitnija hraniva, odnosno biogene makroelemente kao što su dušik, fosfor, kalij, kalcij i magnezij u topljivim i za biljke lako pristupačnim oblicima. U rasadničkoj proizvodnji često se koriste sporotopiva mineralna gnojiva s produženim djelovanjem. Takva gnojiva dobivaju se sintezom kemijskih spojeva koji se u tlu sporo razgrađuju, ili su u obliku granula obloženih slojem tvari koja ne dopušta brz prelazak hraniva iz granule u tlo. Na taj način se osigurava kontinuirana opskrba biljaka hranivima tijekom vegetacijske sezone (Komlenović, 1995) te se smanjuju gubici dušika ispiranjem ili denitrifikacijom, što je čest problem kod klasičnih mineralnih gnojiva (Seletković i dr., 2009).

Utjecaj gnojidbe na otpornost na sušu dobro je istražen kod poljoprivrednih kultura, dok je znatno manje istraživanja usmjerenih na šumsko drveće. Istraživanja u poljoprivredi često se fokusiraju na optimizaciju prinosa i kvalitete usjeva, dok se kod šumskog drveća većina istraživanja usmjerava na učinke klimatskih promjena i stresa uzrokovanog sušom, bez detaljnije analize gnojidbe kao faktora koji bi mogao poboljšati otpornost na sušu. Većina istraživanja na šumskom drveću proučava interakciju između negativnih utjecaja suše i povišenih koncentracija biogenih makroelemenata uzrokovanih atmosferskom depozicijom (Meyer-Grünefeldt i dr., 2015; Sardans i Peñuelas, 2015; Dzedek i dr., 2016 b, 2017). Međutim, postoji značajan nedostatak istraživanja koje se izravno bave interakcijom između

gnojidbe i sušne. Tek u posljednjih nekoliko godina počeo je rasti interes za istraživanje otpornosti šumskog drveća na sušu, s posebnim naglaskom na dostupnost hraniva u tlu i njen utjecaj na prilagodbu drveća tim nepovoljnim uvjetima. Različita istraživanja korištena u preglednom radu pokazala su da gnojidba može imati pozitivan i/ili negativan učinak na otpornost šumskog drveća prema suši (Gessler i dr., 2016).

Dosadašnja istraživanja gnojidbe uglavnom su usmjerena na njezin utjecaj na morfološke značajke biljaka koje mogu različito utjecati na otpornost drveća na sušu. Na primjer, viša stabla s većom krošnjom i većim omjerom nadzemne u odnosu na podzemnu biomasu smatraju se osjetljivijima na sušu u usporedbi sa stablima koja imaju razvijeniji korijen u odnosu na biomasu lišća (Gessler i dr., 2016). Gnojiva bogata dušikom može povećati omjer nadzemne i podzemne biomase i transpiraciju, što smanjuje otpornost šumskih sadnica na sušu (Thomas i Hilker, 2000; Meyer-Grünefeldt i dr., 2015; Dzedek i dr., 2016 a). Suprotno tome, mineralna gnojidba bogata dušikom pokazala se korisnom kod običnog bora, jer je stimulirala rast korijena i ublažila negativne učinke suše (Schönbeck i dr., 2020). Istraživanja fizioloških procesa pod utjecajem suše i gnojidbe također često donose oprečne rezultate. Na primjer, Zhang i dr. (2021) izvijestili da gnojidba dušikom povećava stopu fotosinteze kod sadnica hrasta pod sušnim stresom, dok Yang i dr. (2022) nisu promjetili da je mineralna gnojidba ublažila negativan utjecaj suše na fotosintezu kod hrasta i obične bukve. Ipak, neka istraživanja pokazuju da gnojidba dušikom može poboljšati regulaciju puči, učinkovitost korištenja vode, koncentraciju dušika i klorofila u lišću i stimulirati fotokemijsku aktivnost fotosistema II što ublažava negativan utjecaj suše, kao što je primijećeno kod stabala topola (Song i dr., 2019).

Dosadašnja istraživanja gnojidbe fosforom u interakciji sa sušom na običnoj bukvi su oskudna. Nedavno istraživanje pokazalo je da gnojidba fosforom kod bukovih sadnica iz četiri različite provinijencije nepovoljno utječe na biomasu sitnog korijena (Vukmirović i dr., 2024), neto fotosintezu i indeks fotosintetske učinkovitosti (Vukmirović i dr., 2024 b) što se može negativno odraziti na njihovu otpornost na sušu. No, kod kineskih vrsta osjetljivih na sušu primjena fosfora imala je pozitivan utjecaj na biomasu korijena što je u korelaciji s poboljšanom sposobnosti da crpi vodu iz tla kod *P. zhennan* (Tariq i dr., 2017) te je značajno povećala stopu fotosinteze i ublažila negativan utjecaj suše na usvajanje hraniva kod *A. cremastogyne* (Tariq i dr., 2018).

Trenutno nema dostupnih istraživanja koja se bave utjecajem gnojidbe kalijem, kalcijem i magnezijem na otpornost obične bukve na sušu, iako su ti minerali općenito važni za rast i vitalnost biljaka. Poznato je da je dobra opskrbljenost kalijem važna za otpornost biljaka na

sušu, s obzirom a njegovu ranije spomenutu ulogu u obrani od oksidativnog stresa (Marschner, 2012) i održavanju fotosinteze (Mumtaz i dr., 2020). Ovo su potvrdila istraživanja na drvenastim vrstama u kojima je gnojidba kalijem poboljšala vodni status i učinkovitost korištenja CO₂ tijekom suše (Battie-Laclau i dr., 2014; Christina i dr., 2015; Battie-Laclau i dr., 2016). Kalcij u biljci djeluje kao osmolitički ion, potiče rast stanica povećanjem sadržaja vode, sudjeluje u zatvaranju puči, štiteći lišće od dehidracije i održava strukturu stanica i aktivira membransku ATPazu, što ubrzava usvajanje hranjivih tvari i oporavak oštećenih stanica (Amtmann i Blatt, 2009). Zbog ovih ključnih funkcija, optimalna opskrba kalcijem iznimno je važna za otpornost biljaka na sušni stres. Ranije spomenutu ulogu magnezija u regulaciji otvaranja puči (Taiz i dr., 2018), potvrdilo je istraživanje koje su proveli Sever i dr. (2021) na klijancima bukve. Njihovo istraživanje pokazalo je značajno nižu provodljivost puči kod klijanaca iz gnojidbenog tretmana koji nije sadržavao magnezij, u usporedbi s kontrolnim tretmanom koji je uključivao magnezij.

Unatoč dosadašnjim saznanjima, interakcija gnojidbe i suše na fiziološke mehanizme i morfološke prilagodbe bukovih sadnica tijekom sušnog stresa i nakon njega, još uvijek nije dovoljno istražena

3. CILJEVI ISTRAŽIVANJA

Iz rezultata ranijih istraživanja prikazanih u prethodnom poglavlju proizlaze hipoteze ovoga istraživanja prema kojima bi visoka doza gnojiva trebala rezultirati:

1. povećanjem koncentracija biogenih elemenata u bukovim sadnicama.
2. ublažavanjem negativnog utjecaja suše na fotosintezu i rast bukovih sadnica.
3. bržim i efikasnijim oporavkom fotosinteze bukovih sadnica u post-sušnom razdoblju.

Kako bi ispitali postavljene hipoteze ciljevi ovoga istraživanja su:

1. utvrditi utjecaj suše, gnojidbe i njihove interakcije na:
 - 1.1. koncentraciju biogenih makroelemenata u lišću (N, P, K, Ca, Mg) i sadržaje biogenih makroelemenata u lišću, stabljici i korijenu
 - 1.2. fotosintezu
 - 1.3. rast istraživanih sadnica.
2. utvrditi utjecaj gnojidbe na sposobnost oporavka fotosinteze istraživanih sadnica nakon popuštanja suše

4. MATERIJALI I METODE

4.1. Osnivanje plasteničkog pokusa

Plastenik površine 104 m² (6,5 x 16 m) podignut je u rasadniku Hrvatskog šumarskog Instituta u Jastrebarskom (Slika 1). Na tlo plastenika stavljena je polipropilenska folija protiv korova. Zbog smanjenja temperature u plasteniku i osjetljivosti obične bukve na direktno sunčevo zračenje, te u skladu s pozitivnom rasadničarskom praksom za uzgoj bukovih sadnica korištene su polietilenske mreže za zasjenu, propusnosti za svjetlo 50 %. Također plastenik je bio opremljen sensorima za temperaturu i kišu te pomičnim krovom koji se automatski otvara nakon što bi temperatura u plasteniku prešla 23°C i zatvarao u slučaju vjetra ili kiše. U svrhu kontrole navodnjavanja korišten je automatizirani sustav navodnjavanja “kap po kap” (Total control, Irritrol Systems, Riverside, California, USA) s mogućnošću puštanja i zatvaranja vode svakoj sadnici pojedinačno preko mlaznica postavljenih u supstrat.



Slika 1. Plastenik opremljen pomičnim krovom korišten u ovom istraživanju

U proljeće 2020. godine 1120 jednogodišnjih sadnica obične bukve iz rasadnika Hrvatskih šuma „Drnje“ dostavljene su na područje rasadnika Hrvatskog šumarskog instituta. Porijeklo sadnica je iz sjemenske sastojine obične bukve (HR-FSY-SS-222/359) u

gospodarskoj jedinici Novigradska planina u odsjeku 40a pod upravom šuma podružnice Koprivnica, Šumarija Koprivnica. Program gospodarenja ovom sjemenskom sastojinom ističe da površina područja provenijencije odgovara jedinstvenim ekološkim odnosima, pri čemu se, uzimajući u obzir nadmorske visine, sastojine ili skupine stabala odlikuju sličnim fenotipskim ili genetskim karakteristikama. Površine područja provenijencija dijele se na sjemenske oblasti, sjemenske zone i sjemenske regije. Ova sjemenska sastojina obične bukve pripada sjemenskoj oblasti brdsko-gorskih šuma srednje i sjeverne Hrvatske, sjemenskoj zoni gorskih bukovih šuma (300-800 m n.v.) te sjemenskoj regiji Zagorje-Bilogora. Sjemenska sastojina obične bukve prostire se na površini od 23,63 ha, a stara je 80 godina, razvijajući se u šumi bukve s dlakavim šašem (*Carici pilosae-Fagetum* Oberdorfer 1957).

Sadnice su presađene iz Bosna plast kontejnera u označene Koplast kontejnere veličine 18 x 18 x 25,5 cm, volumena 6 litara i punjene supstratom dobivenim miješanjem 25 % pijeska i 75 % treseta (Slika 2). Sadnice su od sadnje do sredine travnja bile izložene vanjskim uvjetima te po potrebi zalijevane, a korov je redovito uklanjano radi sprječavanja kompeticije za hranivima, vodom i svjetlosti. Sredinom travnja sadnice su premještene u plastenik, kako bi se privikle na uvjete u plasteniku (Slika 1). Na kraju vegetacijskog razdoblja (listopad 2020. godine) sadnice su iznesene izvan plastenika kako bi ušle u prirodnu fazu mirovanja.



Slika 2. Presađene jednogodišnje sadnice obične bukve

4.2. Gnojidba istraživanih sadnica

U ovom istraživanju korišteno je sporotopivo mineralno gnojivo Osmocote Exact Standard 5-6M s vremenskim djelovanjem 5 do 6 mjeseci, sastava 15,0 % N; 9,0 % P₂O₅; 12,0 % K₂O; 2,0 % MgO; 0,47 % Fe; 0,06 % Mn; 0,02 % B; 0,06 % Cu; 0,02 % Mo; 0,03% Zn. U proljeće 2020. godine prilikom presađnje sadnica u pola od ukupnog broja kontejnera dodano je 24,0 g gnojiva u 6 L supstrata (doza gnojiva od 4,0 g/L supstrata, H tretman), dok je drugoj polovini kontejnera dodano 12,0 g gnojiva u 6 L supstrata (doza gnojiva od 2,0 g/L supstrata, L tretman). Spomenute doze gnojidbe određene su na temelju preporuke proizvođača (ICL Growing Solutions) i prethodnog istraživanja (Potočić i dr. 2009) te su trebale rezultirati optimalnim (u H tretmanima) i suboptimalnim (u L tretmanima) stanjem ishrane sadnica. Međutim, rezultati kemijskih analiza supstrata uzorkovanog na kraju vegetacijskog razdoblja 2020. godine pokazivali su da je supstrat bez obzira na visoku ili nisku dozu gnojidbe, prema klasifikaciji (Škorić, 1985) bio dobro opskrbljen hranivima (bogat dušikom, umjereno opskrbljen fosforom i dobro opskrbljen kalijem, (Tablica 1) što nije bilo u skladu s ciljevima pokusa. Stoga su sadnice koje su 2020. godine bile gnojene višom dozom gnojiva od 4,0 g/L supstrata, 2021. godine gnojene dozom gnojiva od 3,0 g/L supstrata, dok sadnice koje su 2020. godine bile gnojene niskom dozom gnojiva od 2 g/L supstrata, 2021. godine nisu uopće gnojene. Time su postignute veće razlike u opskrbljenosti supstrata H i L tretmana u 2021. godini (Tablica 1), te ćemo radi jednostavnosti prikaza efekata gnojidbe u 2021. godini govoriti o „visokoj“ i „niskoj“ dozi gnojiva.

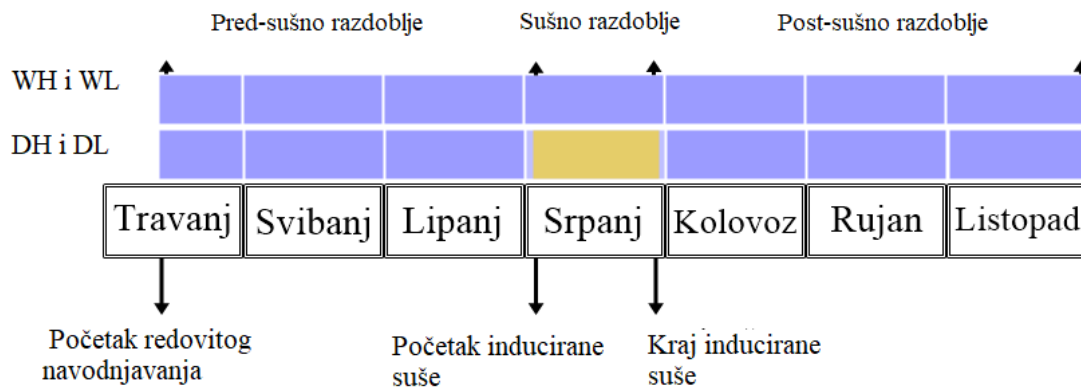
Tablica 1. Kemijski sastav supstrata pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojidbe na kraju vegetacijskog razdoblja 2020. i 2021. godine.

Godina	Doza gnojiva		pH		N	P ₂ O ₅	K ₂ O
			H ₂ O	CaCl ₂	%	mg/100g	
2020	H	4,0 g/L	6,57	6,27	0,30	18,47	42,76
	L	2,0 g/L	6,85	6,66	0,23	13,04	31,32
2021	H	3,0 g/L	6,87	6,54	0,42	26,14	24,48
	L	0,0 g/L	7,11	6,75	0,22	10,77	12,41

Uzorci tla pripremljeni su u skladu s normom ISO - 11464 (2006). Fizikalni i kemijski parametri analizirani su prema standardnim protokolima i metodama: ISO -10390 (2005) za određivanje pH u H₂O i 0,01M CaCl₂, ISO - 13878 (1998) za dušik (N), Škorić (1985) za fiziološki aktivnog fosfora (P₂O₅) i kalija (K₂O)

4.3. Navodnjavanje istraživanih sadnica

Nakon unošenja u plastenik, sadnice su bile raspoređene u dvije skupine koje su bile navodnjavane putem automatiziranog sustava za navodnjavanje po principu „kap po kap“. U razdoblju od unošenja u plastenik pa sve do 4. srpnja 2021. godine obje skupine sadnica bile su redovito navodnjavane s 2 litre vode po kontejneru svakih sedam dana s ciljem održavanja vlažnosti supstrata u granicama poljskog vodnog kapaciteta. Potrebna količina vode kako ne bi došlo do sušnog stresa od 2 litre vode po sadnici izračunata je na početku istraživanja kao 1/6 razlike između prosječne mase šest kontejnera sa supstratom zalivenih do poljskog kapaciteta te prosječne mase tih istih kontejnera nakon sedam dana. Međutim, u DH i DL tretmanima sadnice su neredovito navodnjavane na način da je u razdoblju od 4. do 27. srpnja toj skupini sadnica isključeno navodnjavanje, dok je druga skupina sadnica (WH i WL tretmani) i dalje bila redovito navodnjavana (Slika 3). Kada se prosječna vrijednost vodnog potencijala u lišću (mjenog pred zoru) sadnica kojima je isključeno navodnjavanje spustila ispod $-1,9$ MPa, što kod obične bukve ukazuje na snažan sušni stres (Hacke i Sauter, 1995), počelo je njihovo ponovno navodnjavanje. Prema tome, od 27. srpnja sadnice iz obje skupine ponovno su bile redovito navodnjavane s 2 litre vode po kontejneru, svakih sedam dana sve do kraja vegetacijskoga razdoblja (Slika 3).



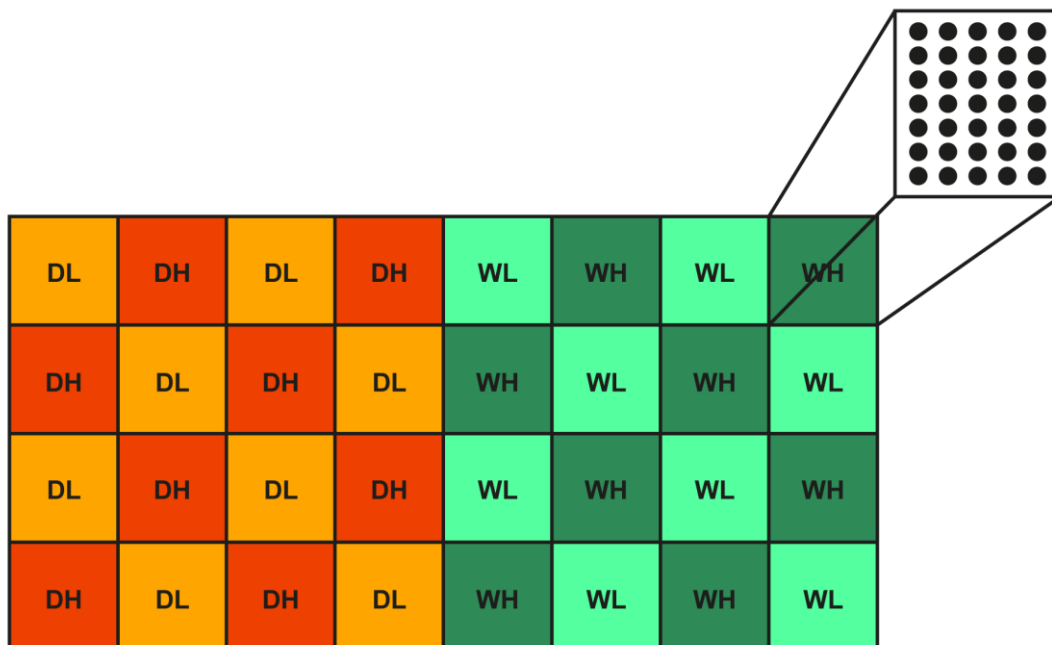
Slika 3. Shematski prikaz rasporeda navodnjavanja sadnica. Plava polja označavaju razdoblja redovitog navodnjavanja sadnica, dok žuto polje označava razdoblje inducirane suše kojoj su bile izložene sadnice u DH i DL tretmanima.

4.4. Dizajn pokusa

S obzirom na prethodno opisanu gnojidbu i raspored navodnjavanja dobili smo 4 tretmana kojima su sadnice bile podvrgnute tijekom vegetacijskog razdoblja 2021. godine:

1. redovitom navodnjavanju uz visoku dozu gnojiva (tretman WH)
2. neredovitom navodnjavanju uz visoku dozu gnojiva (tretman DH)
3. redovitom navodnjavanju uz nisku dozu gnojiva (tretman WL)
4. neredovitom navodnjavanju uz nisku dozu gnojiva (tretman DL)

Pokus je dizajniran po modelu „Latinskog kvadrata“, što znači da je u svakom od ukupno četiri tretmana bilo 280 sadnica raspoređenih u osam ponavljanja, to jest 35 sadnica u svakom ponavljanju unutar pojedinog tretmana (Slika 4).

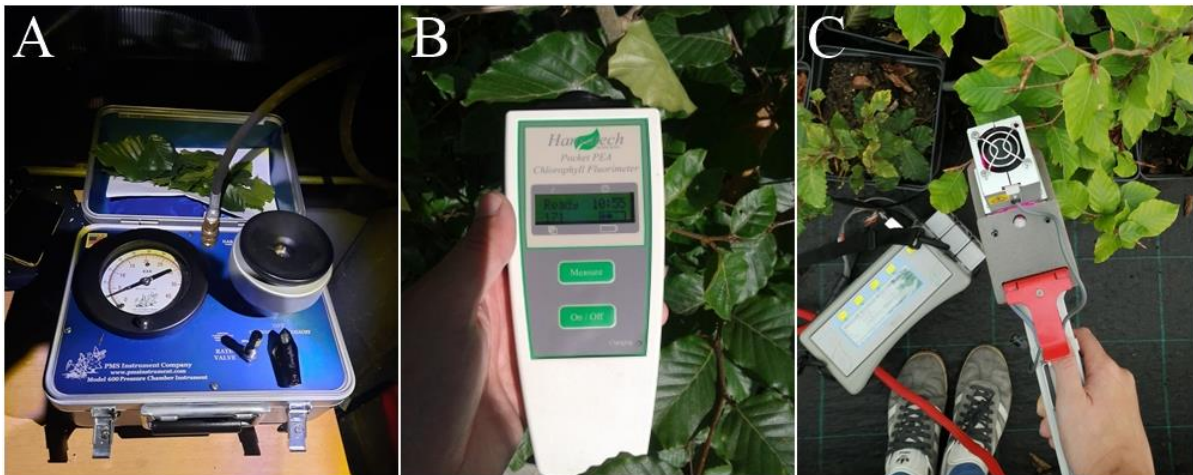


Slika 4. Prikaz dizajna pokusa korištenog u ovom istraživanju (koncept latinskog kvadrata 8x8). Sva četiri tretmana (WH - redovitog navodnjavanja uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovitog navodnjavanja uz visoku dozu gnojiva, WL - redovitog navodnjavanja uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovitog navodnjavanja uz nisku dozu gnojiva) zastupljena su dva puta u svakom redu i stupcu. Svaki kvadrat s oznakom tretmana predstavlja jedno ponavljanje tog tretmana s 35 sadnica u ponavljanju.

4.5. Izmjera fizioloških značajki

Fiziološke značajke mjerene su na 32 sadnice u svakom tretmanu, odnosno na četiri slučajno odabrane i označene sadnice u svakom od osam ponavljanja unutar svakog tretmana. Mjerenje fizioloških značajki obavljano je svakih sedam dana u razdoblju od 4. lipnja do 22. listopada 2021. godine, a uključivalo je:

1. izmjeru vodnog potencijala u lišću (Ψ_{pd})
2. izmjeru fluorescencije klorofila *a*, tj. izmjeru maksimalnog kvantnog prinosa fotosustava II (F_v/F_m) i ukupne fotosintetske učinkovitosti (PI_{total})
3. izmjeru izmjene plinova između sadnica i atmosfere, tj. izmjeru stope fotosinteze, tj. asimilacije CO_2 (A), provodljivosti puči za H_2O (g_s), intercelularne koncentracije CO_2 (c_i)



Slika 5. Uređaji pomoću kojih su mjerene fiziološke značajke istraživanih sadnica. Prijenosna tlačna komora pomoću koje je mjereno vodni potencijal u lišću (A), prijenosni fluorometar pomoću kojega je mjerena fluorescencija klorofila *a* (B) i prijenosna konzola za izmjeru izmjene plinova između sadnica i okolne atmosfere (C).

4.5.1. Vodni potencijal u lišću

Izmjera Ψ_{pd} obavljena je prije svitanja od 2:00 do 5:00 sati pomoću prijenosne tlačne komore Model 600 (PMS Instrument Company, Albany, Oregon, SAD) na jednom zdravom, potpuno razvijenom listu iz vršnog dijela krošnjice svake označene sadnice (Slika 5A).

4.5.2. Fluorescencija klorofila *a*

Fluorescencija klorofila *a* mjerena je od 9:00 do 12:00 sati pomoću prijenosnog fluorometra Pocket PEA (Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, UK) na 3 zdrava, potpuno razvijena lista u gornjoj trećini krošnjice svake označene sadnice (Slika 5B). Svaki list je prije izmjere adaptiran na tamu u trajanju od 30 minuta pomoću odgovarajućih kvačica. Adaptacija na tamu nužna je kako bi se u mjerenom lišću sva reakcijska središta u potpunosti otvorila što je preduvjet uspješnog mjerenja minimalnog intenziteta fluorescencije klorofila *a*. Uređaj Pocket PEA emitira puls svjetlosti maksimalne valne duljine 627 nm, intenziteta do $3500 \mu\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kojim inducira zatvaranje svih reakcijskih središta i polifazni rast fluorescencije klorofila *a*, odnosno maksimalni intenzitet fluorescencije (F_m). Na temelju izmjerenih vrijednosti izračunati su maksimalni kvantni prinos fotosustava II (F_v/F_m) i ukupna fotosintetska učinkovitost (PI_{total}).

4.5.3. Izmjena plinova između sadnica i okolne atmosfere

Izmjera izmjene plinova (CO_2 i H_2O) između sadnica i okolne atmosfere obavljena je između 9:00 i 13:00 sati pomoću prijenosnog uređaja LCpro+ (ADC BioScientific Ltd., Norfolk, UK) na jednom zdravom, potpuno razvijenom listu iz vršnog dijela krošnjice svake označene sadnice (Slika 5C). Svaki je list tijekom izmjere (u trajanju od 1 min) bio izložen intenzitetu osvjetljenja od $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, koncentraciji CO_2 od $400 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$ i temperaturi zraka od $23 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$ s ciljem utvrđivanja trenutne stope asimilacije CO_2 ili stope fotosinteze (A), provodljivosti puči za H_2O (g_s) te intercelularne koncentracije CO_2 (C_i).

4.6. Izmjera biokemijskih značajki

Uzorkovanje lišća za potrebe utvrđivanja biokemijskih značajki također je obavljeno na četiri slučajno odabrane i označene sadnice u svakom od osam ponavljanja unutar pojedinog tretmana, tj. na istim sadnicama na kojima su mjerene i fiziološke značajke. Uzorkovanje lišća obavljeno je paralelno u sva četiri tretmana, u tri navrata tijekom vegetacijskog razdoblja 2021. godine, prvi puta u pred-sušnom razdoblju (3. srpnja), drugi puta u sušnom razdoblju (27. srpnja) i treći puta u post-sušnom razdoblju (21. listopada). Osim uzorkovanja lišća, na kraju vegetacijskog razdoblja, uzorkovane su i tri cijele biljke prosječne visine i promjera vrata korijena iz svakog ponavljanja unutar svakog tretmana, sa svrhom određivanja sadržaja biogenih makroelemenata u lišću, stabljici i korijenju. Prema tome, izmjera biokemijskih značajki istraživanih sadnica podrazumijevala je utvrđivanje:

1. koncentracije biogenih makroelemenata u lišću
2. koncentracije fotosintetskih pigmenata u lišću
3. sadržaja biogenih makroelemenata u lišću, stabljici i korijenju (krupnom i sitnom)

4.6.1. Koncentracija i sadržaj biogenih makroelemenata

S ciljem utvrđivanja koncentracije biogenih makroelemenata u lišću, sa svake sadnice iz svakog ponavljanja unutar svakog tretmana uzorkovan je po jedan zdrav i potpuno razvijen list iz gornjeg osvjetljenog dijela krošnje. Na taj način oformljeno je ukupno 96 kompozitnih uzorka lišća, tj. osam kompozitnih uzoraka lišća po svakom tretmanu tijekom svakog razdoblja uzorkovanja. Nadalje, s ciljem utvrđivanja sadržaja biogenih makroelemenata u lišću i stabljici te krupnom (promjera > 2 mm) i sitnom (promjera < 2 mm) korijenju iz svakog ponavljanja unutar pojedinog tretmana uzorkovane su po tri cijele biljke. To je ukupno 24 sadnice po tretmanu, čije je lišće, stabljika te krupno i sitno korijenje pojedinačno analizirano. Tako oformljeni uzorci lišća, odnosno stabljike te krupnog i sitnog korijenja sušeni su na temperaturi od 105° C do konstantne mase. Uzorci lišća su potom izvagani na vagi točnosti 0,01 gram. Svi su uzorci lišća usitnjeni u mlinu Fritsch Pulverisette 14 (Fritsch GmbH Manufacturers of Laboratory Instruments, Idar-Oberstein, Njemačka) i pripremljeni za analizu u mikrovalnoj pećnici Milestone Ethos One (Milestone Srl, Sorisole, Italija). Uzorci stabljike, krupnog i sitnog korijena usitnjeni su u centrifugalnom mlinu Retsch ZM 200 (Retsch, Haan, Njemačka). Koncentracija ukupnog dušika određena je na elementarnom analizatoru Leco CNS 2000 (LECO Corporation, St. Joseph, Michigan, USA), fosfor kolorimetrijski na UV/VIS spektrofotometru LaboMed (Labomed, Inc., Los Angeles, California, SAD), kalij, kalcij i

magnezij metodom atomske apsorpcije na apsorpcijskom spektrofotometru Perkin-Elmer Aanalyst 700 (PerkinElmer Inc., Waltham, Massachusetts, SAD). Priprema i analiza uzoraka obavljena je prema metodama koje daju Rautio i dr. (2016).

4.6.2. Fotosintetski pigmenti

S ciljem utvrđivanja koncentracije fotosintetskih pigmenata u lišću, sa svake označene sadnice iz svakog ponavljanja unutar svakog tretmana uzorkovan je po jedan zdrav i potpuno razvijen list iz gornjeg, osvjetljenog dijela krošnjice. Na taj način oformljeno je ukupno 96 kompozitnih uzoraka lišća, tj. osam kompozitnih uzoraka lišća po svakom tretmanu tijekom svakog perioda uzorkovanja. Netom nakon uzorkovanja lišće je zamotano u aluminijsku foliju i pohranjeno u tekući dušik, a zatim je liofilizirano u trajanju od 48 sati. Nakon liofilizacije uzorci su homogenizirani tekućim dušikom u tarioniku do finog praha. Oko 0,1 g tako usitnjenog tkiva je odvagano te je u tarioniku homogenizirano i ekstrahirano pomoću 5 ml hladnog 100%-tnog acetona. Nakon ekstrakcije, homogenat je centrifugiran 10 minuta na 10 000 x g. Svaki uzorak je potom preliven u staklenu kivetu i umetnut u UV/VIS spektrofotometar LaboMed na spektrofotometrijsko očitavanje (Labomed, Inc., Los Angeles, California, SAD). Mjerene su apsorbcije pri valnim duljinama od 644,8 i 661,6 nm za klorofil *a*, odnosno klorofil *b* te pri valnoj duljini od 470 nm za ukupne karotenoide. Na temelju poznate mase, volumena i apsorbcije pri navedenim valnim duljinama izračunata je koncentracija fotosintetskih pigmenata pomoću sljedećih formula (Lichtenthaler, 1987):

$$\text{Chl } a = (11,24 \times A_{661,6} - 2,04 \times A_{644,8}) \times V / m \times 1000$$

$$\text{Chl } b = (20,13 \times A_{644,8} - 4,19 \times A_{661,6}) \times V / m \times 1000$$

$$\text{Chl } a+b = (7,05 \times A_{661,6} + 18,09 \times A_{644,8}) \times V / m \times 1000$$

$$\text{Car} = (1000 \times A_{470} - 1,90 \times (11,24 \times A_{661,6}) - 2,04 \times A_{644,8}) - 63,14 \times (20,13 \times A_{644,8} - 4,19 \times A_{661,6}) \times V / (214 \times m \times 1000)$$

Chl *a* - koncentracija klorofila *a* u mg/g mase suhog uzorka

Chl *b* - koncentracija klorofila *b* u mg/g mase suhog uzorka

Chl *a+b* - koncentracija ukupnih klorofila u mg/g mase suhog uzorka

Car - koncentracija karotenoida u mg/g mase suhog uzorka.

A - apsorbcija na određenoj valnoj duljini

V - ukupni volumen ekstrakta fotosintetskih pigmenata u ml

m - masa suhog uzorka u gramima.

4.7. Izmjera vegetativnog rasta

Izmjera vegetativnog rasta obavljena je na 24 sadnice u svakom tretmanu, odnosno na tri slučajno odabrane i označene sadnice u svakom od osam ponavljanja unutar svakog tretmana. Izmjera vegetativnog rasta podrazumijevala je utvrđivanje visinskog i debljinskog prirasta i biomase sadnica.

4.7.1. Visinski i debljinski prirast sadnica

Visina i promjeri vrata korijena istraživanih sadnica mjereni su dva puta tijekom 2021. godine: prije početka vegetacijskoga razdoblja, 20. travnja i na kraju vegetacijskoga razdoblja 25. listopada. Visine su mjerene pomoću mjerne vrpce s preciznošću od 1 cm, a promjeri vrata korijena pomoću digitalne pomične mjerke s preciznošću od 1 mm. Na početku istraživanja, primijećene su razlike u visinama i promjerima korijena između različitih tretmana (PRILOG 1), zbog čega je na temelju izmjerenih vrijednosti na početku i kraju vegetacijskoga razdoblja izračunat relativan visinski (i_h) i debljinski (i_d) prirast istraživanih sadnica pomoću sljedećih formula:

$$i_h = ((H(\text{kraj}) - H(\text{početak}))/H(\text{početak})) \times 100$$

$$i_h = \frac{(H_{\text{kraj}} - H_{\text{početak}})}{H_{\text{početak}}} * 100$$

$$i_d = ((D(\text{kraj}) - D(\text{početak}))/D(\text{početak})) \times 100$$

4.7.2. Biomasa

Uzorkovanje sadnica s ciljem utvrđivanja producirane biomase njihovih vegetativnih organa obavljeno je 26. listopada 2021. godine.

Uzorkovanje sadnica podrazumijevalo je njihovo pažljivo vađenje iz supstrata s ciljem minimalnog oštećenja korijenskog sustava, te razdvajanje lišća, stabljike, krupnog (promjera > 2 mm) i sitnog (promjera < 2 mm) korijenja. Nakon sušenja na temperaturi zraka od 105 °C do konstantne mase, suha biomasa lišća (LB), stabljike (SB) te krupnog (CRB) i sitnog (FRB) korijenja utvrđena je za svaku uzorkovanu sadnicu pomoću analitičke vage s preciznošću od 0,01 g. Računski je utvrđena suha biomasa nadzemnih (AGB = LB + SB) i podzemnih organa (BGB = CRB + FRB) svake uzorkovane sadnice, kao i njihova ukupna suha biomasa (TB = AGB + BGB).

4.8. Statistička obrada podataka

Za sve istraživane parametre provedena je deskriptivna statistička analiza. Za vizualizaciju raspodjele podataka koncentracija biogenih makroelemenata u lišću, sadržaju biogenih makroelemenata u lišću, stabljici i korijenu, fotosintetskim pigmentima te visinskom i debljinskom prirastu, korišteni su pravokutni dijagrami (box plot). Na tim dijagramima, medijan je prikazan središnjom crtom unutar pravokutnika, dok interkvartilni raspon (IQR) obuhvaća gornji kvartil (Q3) kao gornji rub pravokutnika i donji kvartil (Q1) kao donji rub. Linije koje izlaze izvan pravokutnika prikazuju raspon podataka unutar 1,5 interkvartilnog raspona, uključujući minimalne i maksimalne vrijednosti, dok crne točke označavaju netipične vrijednosti, odnosno outliere. Svi outlieri su provjereni prije provođenja statističkih analiza, ali nisu izbačeni jer predstavljaju stvarne vrijednosti dobivene laboratorijskim analizama ili mjerenjima.

U ovom istraživanju korištene su dvije različite statističke metode za analizu utjecaja suše i gnojidbe na ispitivane parametre, ovisno o ispunjenim uvjetima normalne distribucije i homogenosti varijance. Provjera normalnosti distribucije za svaki parametar izvršena je vizualnom inspekcijom histograma frekvencija i Shapiro - Wilk testom, dok je homogenost varijanci testirana Levenovim testom. Za parametre koji su zadovoljili uvjete normalne distribucije i homogenosti varijance, korištena je dvofaktorska analiza varijance (ANOVA) koja omogućava procjenu individualnih utjecaja suše i gnojidbe, kao i njihove međusobne interakcije. Za parametre koji nisu zadovoljili uvjete za ANOVU (normalnosti ili homogenosti varijance), korišten je neparametrijski Kruskal-Wallis test. Ovaj test omogućava procjenu utjecaja suše, gnojidbe i razlika između različitih tretmana koji uključuju kombinirani utjecaj suše i gnojidbe, ali ne može analizirati interakciju suše i gnojidbe.

Vrijednosti vodnog potencijala u lišću prije svitanja (Ψ_{pd}) nisu zadovoljavale pretpostavku homogenosti varijance, stoga je za analizu utjecaja suše, gnojidbe i tretmana na Ψ_{pd} unutar svakog razdoblja (pred-sušno, sušno, post-sušno) korišten neparametrijski Kruskal-Wallis test.

Vrijednosti koncentracija biogenih makroelemenata (N, P, K, Ca i Mg) u lišću zadovoljavale su uvjete normalne distribucije i homogenosti varijance. Za utvrđivanje utjecaja suše, gnojidbe i njihovih interakcija na koncentracije makroelemenata u lišću unutar svakog razdoblja (pred-sušno, sušno, post-sušno) i sadržaje makroelemenata u lišću na kraju istraživanja korištena je dvofaktorska ANOVA, dok je za utvrđivanje značajnosti razlika između tretmana korišten Tukey post-hoc test.

Distribucije sadržaja biogenih makroelemenata u stabljici, krupnom i sitnom korijenu pokazale su značajna odstupanja od normalne distribucije, a sadržaji dušika i fosfora nisu zadovoljavali pretpostavku homogenosti varijanci, pa je ponovno korišten Kruskal-Wallis test, a za post-hoc analizu Wilcoxonov test. Vrijednosti koncentracija svih fotosintetskih pigmenta (Chl *a*, Chl *b*, Chl *a+b*, Car) zadovoljavale su pretpostavke normalnih distribucija i homogenosti varijanci, te su analizirane dvofaktorskom ANOVA i Tukey post-hoc testom.

Parametri izmjene plinova (g_s , c_i , A) pokazali su značajna odstupanja od normalne distribucije, ali su zadovoljavali pretpostavku homogenosti varijanci. Utjecaj suše, gnojidbe i tretmana na ove parametre u različitim razdobljima analiziran je Kruskal-Wallis testom, uz Dunn post-hoc test za utvrđivanje razlika između tretmana u različitim razdobljima i različitim vremenskim točkama (datumima). P-vrijednosti su prilagođene Benjamini-Hochberg korekcijom.

Parametri fluorescencije klorofila *a* (F_v/F_m , PI_{total}) zadovoljavali su pretpostavke normalnih distribucija i homogenosti varijanci, pa je za njihovu analizu korištena dvofaktorska ANOVA i Tukey post-hoc test, uz dodatni T-test za svaku vremensku točku (datum), s p-vrijednostima prilagođenim Bonferroni korekcijom.

Vrijednosti relativnog visinskog i debljinskog prirasta te biomase vegetativnih organa (TB, AGB, LB, SB, BGB, CRB i FRB) također su zadovoljavale pretpostavke normalne distribucije i homogenosti varijanci. Utjecaj suše, gnojidbe i njihovih interakcija na parametre rasta analiziran je faktorijalnom ANOVA, uz Tukey post-hoc test za utvrđivanje razlika između tretmana.

Sve analize podataka i vizualizacije rezultata provedene su u R statističkom okruženju (R Core Team, 2023), koristeći sljedeće pakete: pri čemu su korišteni paketi: 'dplyr' (Wickham, 2023), 'dunn.test' (Dinno, 2017), 'ggplot2' (Wickham, 2016), 'ggpubr' (Kassambara, 2023), 'multcompView' (Graves, 2023), 'rstatix' (Kassambara, 2023) i 'tidyverse' (Wickham i dr., 2019).

5. REZULTATI

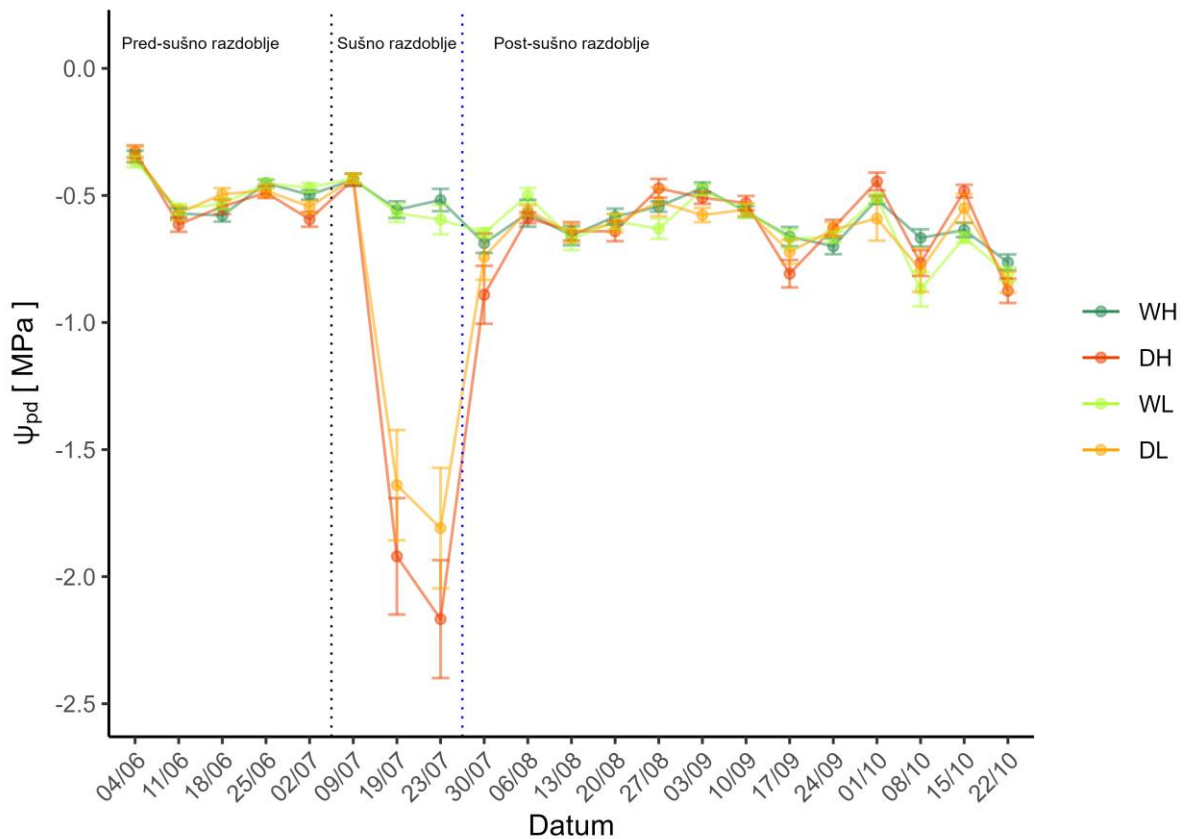
5.1. Utjecaj suše i gnojidbe na vodni status bukovich sadnica

Rezultati Kruskal-Wallis testa i prikaz cjelosezonske dinamike vodnog potencijala u lišću prije svitanja (Ψ_{pd}) otkrivaju cjelokupan utjecaj suše i gnojidbe na vodni status bukovich sadnica tijekom pred-sušnog, sušnog i post-sušnog razdoblja (Tablica 2 i Slika 6).

Tablica 2. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i tretmana (suša x gnojidba) na vodni potencijal u lišću prije svitanja (Ψ_{pd}) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju izračunat pomoću Kruskal-Wallis testa.

Parametar	Suša		Gnojidba		Tretman	
	$H(1)$	p	$H(1)$	p	$H(3)$	p
Pred-sušno razdoblje						
Ψ_{pd}	1,41	0,23	2,29	0,13	3,76	0,29
Sušno razdoblje						
Ψ_{pd}	63,72	0,00	0,11	0,74	64,55	0,00
Post-sušno razdoblje						
Ψ_{pd}	1,57	0,21	1,22	0,27	3,75	0,29
Podebljane vrijednosti ukazuju na značajan utjecaj suše, gnojidbe ili tretmana, $p < 0,05$						

Suša je imala značajan utjecaj na vodni potencijal u lišću prije svitanja (Ψ_{pd}) tijekom sušnog i post-sušnog razdoblja (Tablica 2). U pred-sušnom razdoblju, vodni potencijali u lišću sadnica u svim tretmanima kretali su se od -0,3 MPa i -0,6 MPa što ukazuje na dobru opskrbljenost sadnica vodom (Slika 6). Nakon prestanka zalijevanja vrijednosti vodnog potencijala sadnica u sušnim tretmanima počele su naglo opadati. Trinaestog dana suše, vodni potencijal u lišću sadnica u DH i DL tretmanima postao je značajno niži u usporedbi s WH i WL tretmanima (Slika 6). Vrijednosti Ψ_{pd} kod DH i DL tretmana nastavile su se snižavati pod utjecajem suše, te su nakon 21 dana dosegle vrijednosti od $-2,2 \pm 0,5$ MPa u DH i $-1,8 \pm 0,5$ MPa u DL tretmanu, što ukazuje na snažan sušni stres kod obične bukve (Hacke i Sauter 1995, Walthert i dr. 2021). Nakon ponovnog navodnjavanja, u post-sušnom razdoblju vrijednosti Ψ_{pd} kod neredovito navodnjavanih sadnica počele su rasti, te su nakon tri dana dosegle vrijednosti Ψ_{pd} redovito navodnjavanih sadnica, što se održalo do kraja vegetacijskoga razdoblja. Vodni potencijali u lišću redovito navodnjavanih sadnica kretali su se između -0,8 MPa i -0,3 MPa (prosječna vrijednost -0,6 MPa) tijekom cijelog vegetacijskog razdoblja.



Slika 6. Sezonska dinamika vodnog potencijala u lišću prije svitanja (Ψ_{pd}) mjerena svakog tjedna od početka lipnja do kraja listopada za svaki tretman; redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva (WH), neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva (DH), redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (WL) i neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (DL) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak suše, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja.

5.2. Utjecaj suše i gnojidbe na koncentracije biogenih makroelemenata u lišću bukovih sadnica

Rezultati dvofaktorske ANOVA-e (Tablica 3) u kombinaciji s rezultatima deskriptivne statistike (Slika 7, Slika 8, Slika 9, Slika 10, Slika 11) otkrivaju utjecaj suše i gnojidbe na koncentracije biogenih makroelemenata u lišću bukovih sadnica tijekom pred-sušnog, sušnog i post-sušnog razdoblja.

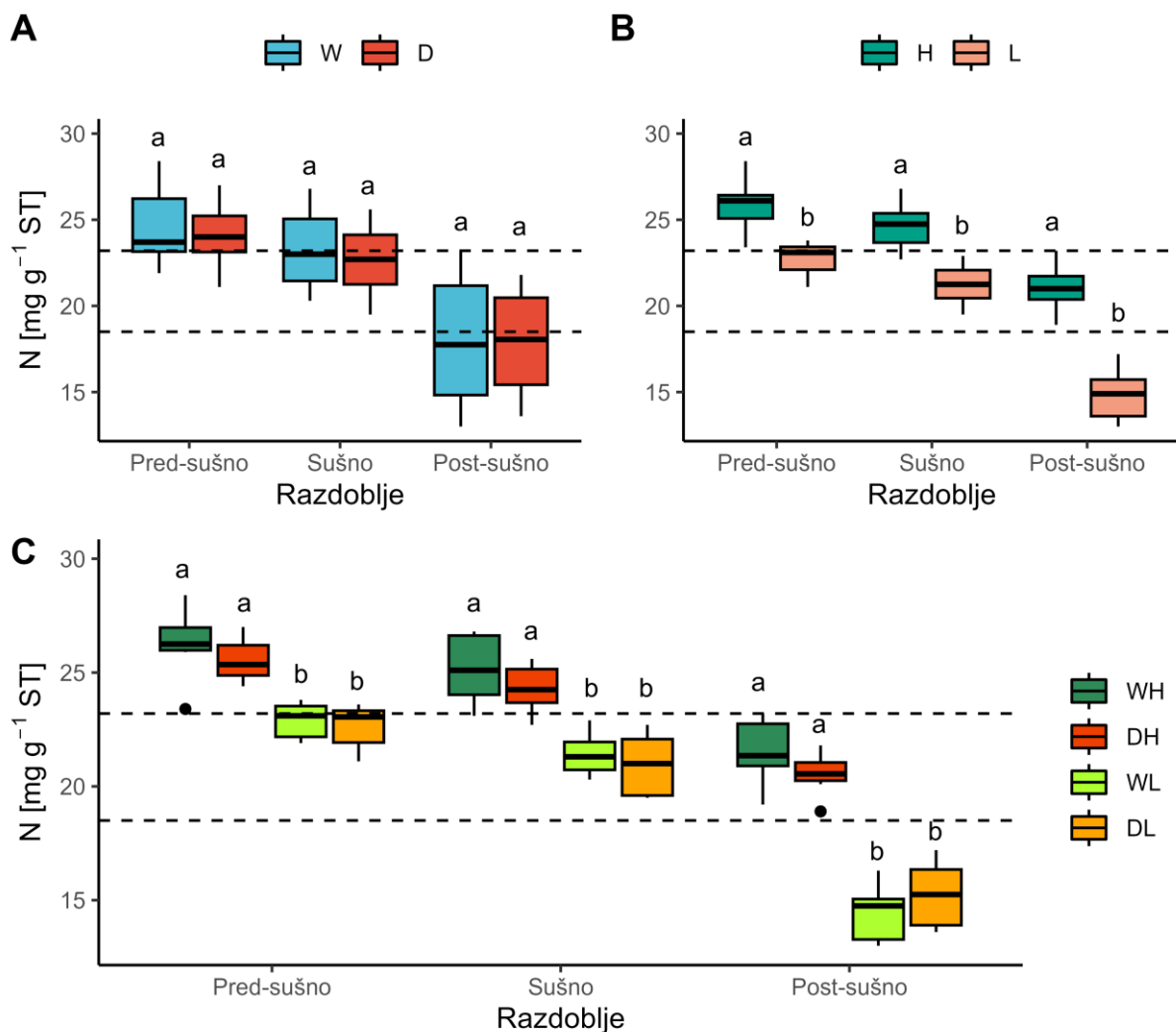
Tablica 3. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na koncentracije dušika (N), fosfora (P), kalija (K), kalcija (Ca) i magnezija (Mg) u lišću bukovih sadnica uzorkovanog u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e.

Parametar	Suša		Gnojidba		Suša x gnojidba	
	F value	<i>p</i>	F value	<i>p</i>	F value	<i>p</i>
Pred-sušno razdoblje						
N	2,18	0,15	71,06	0,00	0,50	0,49
P	0,25	0,62	4,10	0,05	1,81	0,19
K	12,61	0,00	17,79	0,00	0,00	0,99
Ca	8,67	0,01	6,93	0,01	0,27	0,61
Mg	0,79	0,38	1,59	0,22	0,02	0,88
Sušno razdoblje						
N	2,32	0,14	68,24	0,00	0,17	0,68
P	4,92	0,03	0,45	0,51	0,12	0,73
K	1,83	0,19	12,02	0,00	0,98	0,33
Ca	0,03	0,86	0,11	0,74	0,38	0,54
Mg	10,14	0,00	0,00	0,95	0,22	0,64
Post-sušno razdoblje						
N	0,05	0,83	198,27	0,00	4,35	0,05
P	0,14	0,71	1,91	0,18	0,14	0,71
K	0,41	0,53	115,82	0,00	1,88	0,18
Ca	2,63	0,12	6,20	0,02	0,60	0,45
Mg	0,13	0,73	0,56	0,46	10,82	0,00
Podebljane vrijednosti ukazuju na značajan utjecaj suše, gnojidbe ili njihove interakcije, $p < 0,05$						

5.2.1. Dušik

Suša nije značajno utjecala na koncentracije dušika (N) u lišću u niti jednom razdoblju (Tablica 3), stoga su redovito i neredovito navodnjavane sadnice bukve imale podjednake koncentracije N u lišću tijekom cijelog istraživanja (Slika 7A). Nasuprot tome, gnojidba je imala statistički značajan utjecaj na koncentracije dušika u lišću u svim promatranim razdobljima u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju (Tablica 3). To se očituje u značajnim razlikama između sadnica tretiranih visokom dozom (H) i niskom dozom (L) gnojiva (Slika 7B). Zbog izostanka značajnog utjecaja suše i pozitivnog učinka visoke doze gnojidbe, sadnice u WH i DH tretmanima imale su značajno više koncentracije N u lišću u usporedbi sa sadnicama u WL i DL tretmanima, u sva tri promatrana razdoblja (Slika 7C).

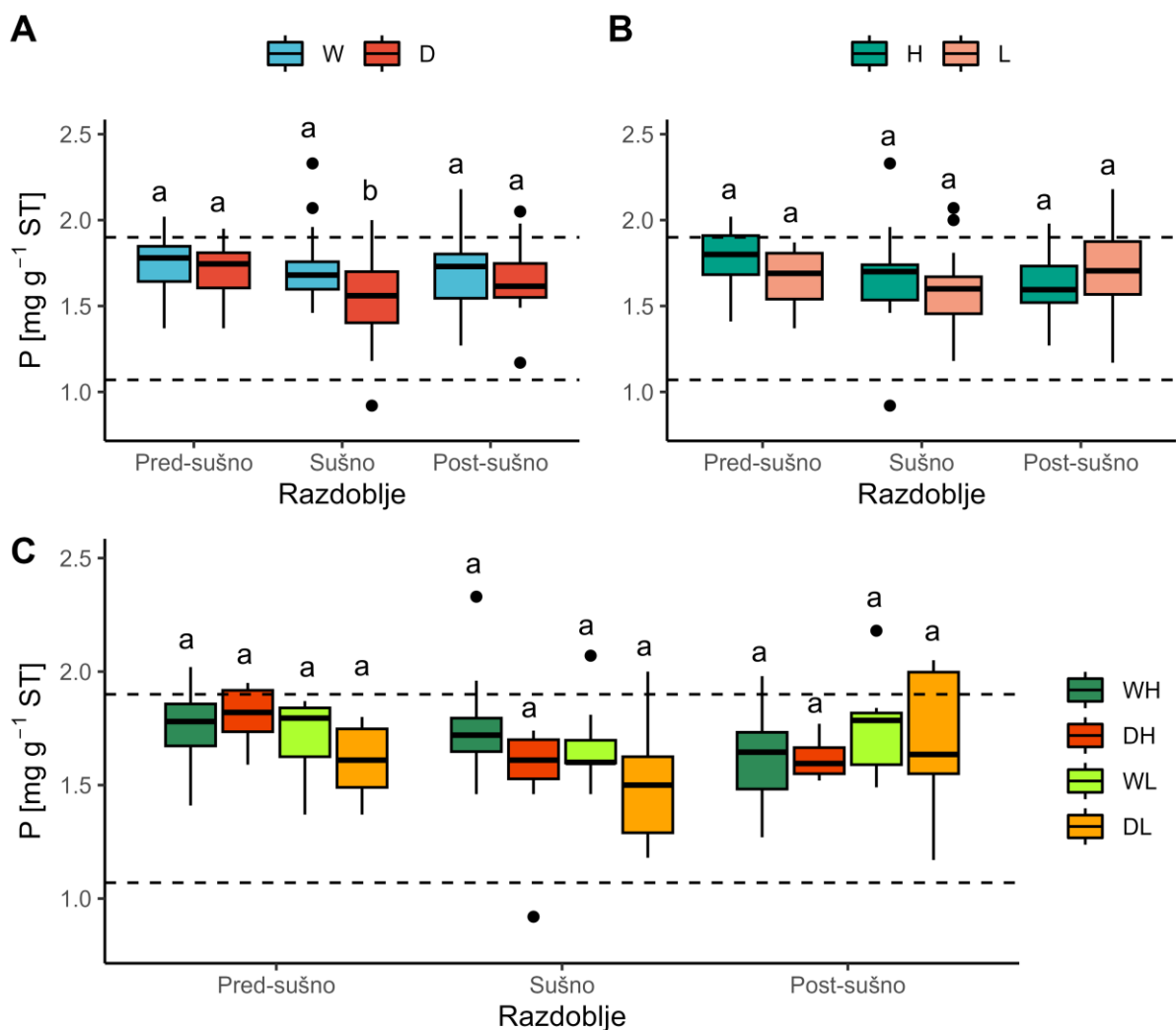
Koncentracije N u lišću postupno su opadale tijekom vegetacijskog razdoblja u svim tretmanima, a kod sadnica s niskom dozom gnojiva (WL, DL) u post-sušnom razdoblju pale su ispod donje granice normalne ishranjenosti dušikom (Mellert i Göttlein, 2012) (Slika 7C).



Slika 7. Koncentracije dušika (N) u lišću bukovih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozom gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. Isprekidane crne horizontalne linije ukazuju na donju i gornju granicu normalne ishranjenosti obične bukve dušikom prema Mellert i Göttlein (2012).

5.2.2. Fosfor

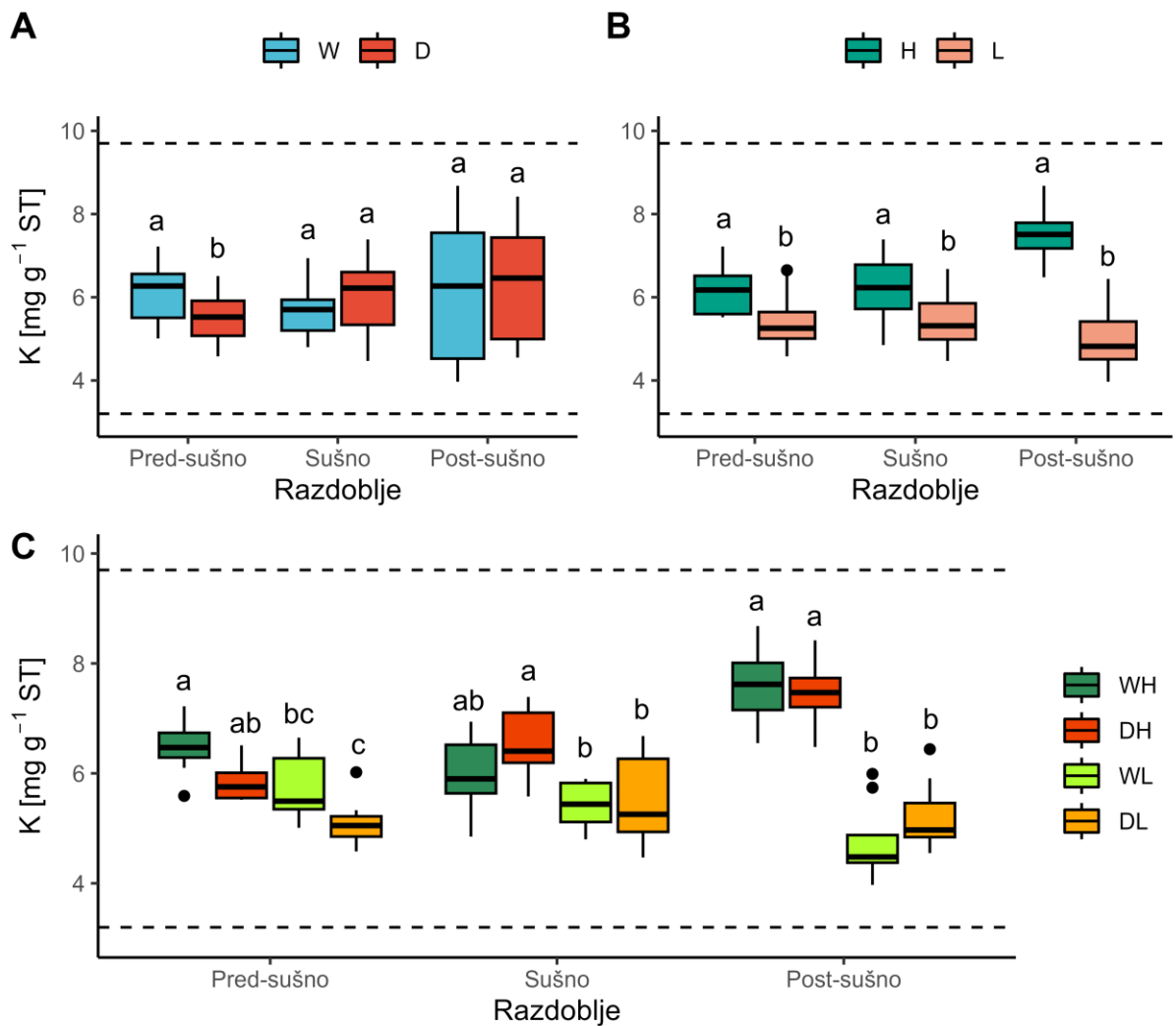
Suša je značajno snizila koncentracije fosfora (P) u lišću (Tablica 3) u sušnom razdoblju, gdje su neredovito navodnjavane sadnice imale značajno niži P u lišću u odnosu na redovito navodnjavane sadnice (Slika 8A). Gnojidba nije imala značajan utjecaj na koncentracije fosfora u lišću istraživanih sadnica niti u jednom od razdoblja uzorkovanja (Tablica 3, Slika 8B). Koncentracije P u lišću bukovih sadnica u svim tretmanima i u sva tri razdoblja bile su unutar granica normalne ishranjenosti P (Mellert i Göttlein, 2012), a između tretmana nisu zabilježene statistički značajne razlike (Slika 8C).



Slika 8. Koncentracije fosfora (P) u lišću bukovih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. Isprekidane crne horizontalne linije ukazuju na donju i gornju granicu normalne ishranjenosti obične bukve fosforom prema Mellert i Göttlein (2012).

5.2.3. Kalij

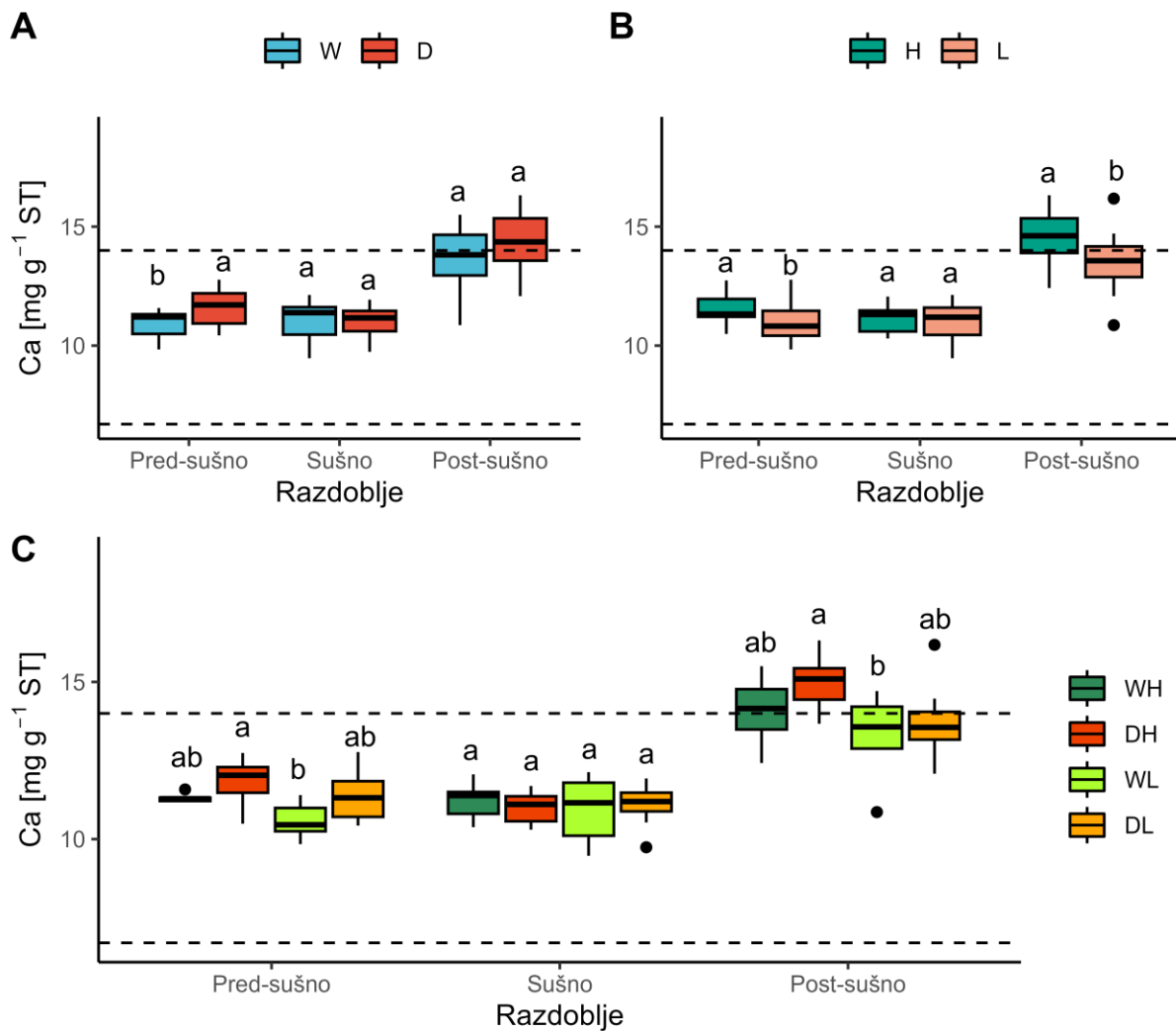
Utjecaj gnojidbe bio je statistički značajan za koncentracije kalija (K) u lišću tijekom sva tri razdoblja (Tablica 3). Visoka doza gnojiva značajno je povisila koncentracije kalija u lišću bukovih sadnica (Slika 9B). Unatoč primanju jednake količine vode, u pred-sušnom razdoblju došlo je do značajnih razlika između koncentracija K u lišću sadnica u W i D tretmanu (Slika 9A). U sušnom razdoblju zabilježeno je povećanje koncentracije kalija (K) u lišću sadnica izloženih suši (Slika 9B). Međutim, razlika u koncentraciji K između neredovito i redovito navodnjavanih sadnica nije bila statistički značajna (Slika 9B). Također, koncentracije K u lišću sadnica u DH tretmanu u sušnom razdoblju bile su značajno više od koncentracija K u lišću sadnica u WL i DL tretmanu (Slika 9C), što ukazuje na stimulatívni učinak suše na koncentracije K u lišću. U post-sušnom razdoblju, sadnice gnojene visokom dozom (u WH i DH tretmanu) imale su značajno više koncentracije K u lišću od onih gnojenih niskom dozom (u WL i DL tretmanu) (Slika 9C). Koncentracije K u lišću bukovih sadnica su u svim tretmanima i u sva tri razdoblja, bile unutar granica normalne ishranjenosti s K (Mellert i Göttlein, 2012) (Slika 9C).



Slika 9. Koncentracije kalija (K) u lišću bukavih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. Isprekidane crne horizontalne linije ukazuju na donju i gornju granicu normalne ishranjenosti obične bukve kalijem prema Mellert i Göttlein (2012).

5.2.4. Kalcij

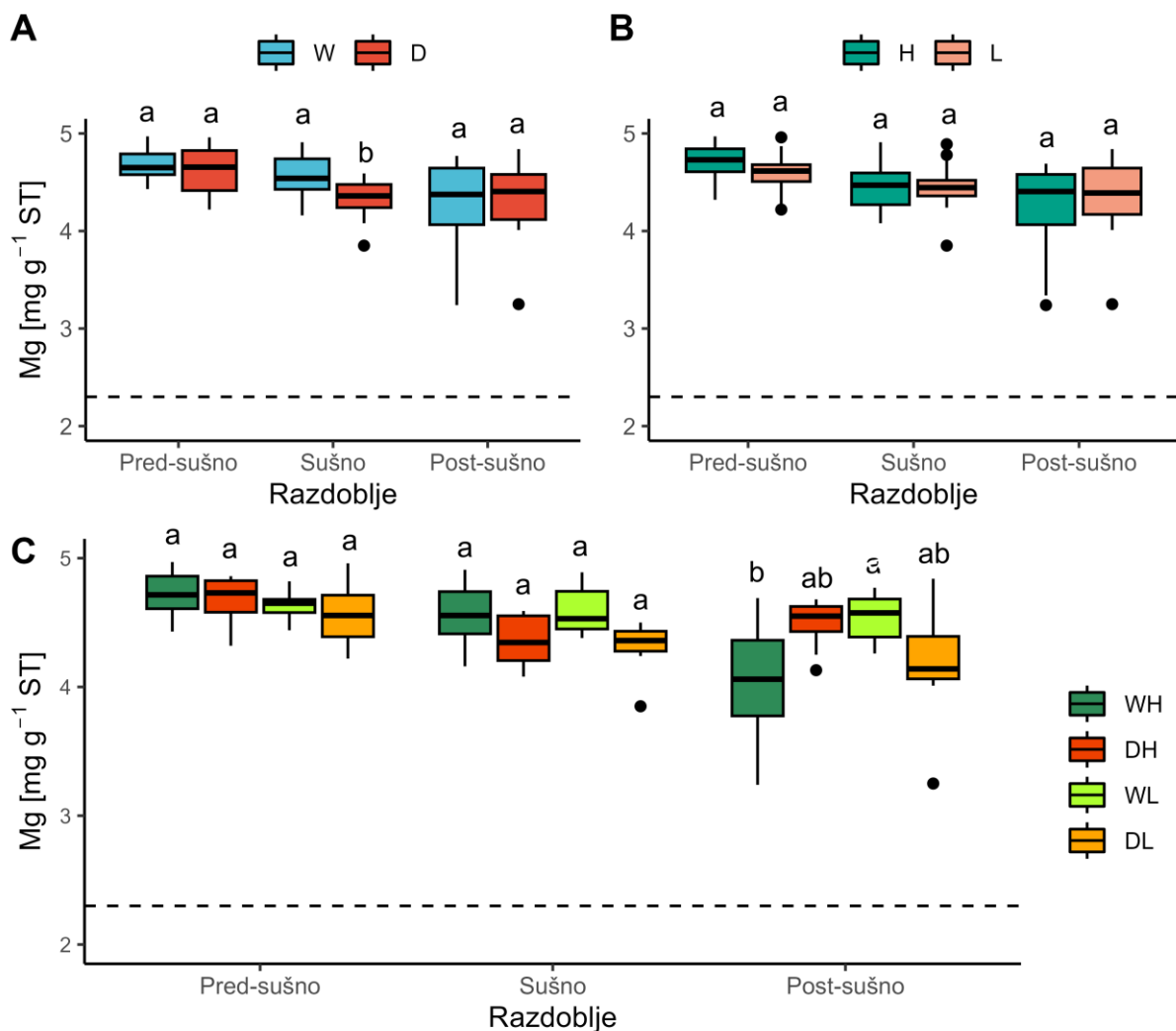
Utjecaj gnojidbe bio je statistički značajan za koncentracije kalcija (Ca) u lišću bukovih sadnica u pred-sušnom i post-sušnom razdoblju (Tablica 3), pri čemu je visoka doza gnojiva povisila koncentracije Ca u lišću bukovih sadnica (Slika 10B). Ovakav rezultat je neočekivan jer mineralno gnojivo Osmocote korišteno u ovom istraživanju ne sadrži kalcij. Također, unatoč primanju jednake količine vode, u pred-sušnom razdoblju došlo je do značajnih razlika između koncentracija Ca u lišću sadnica u W i D tretmanu (Slika 10A). Sličan rezultat zabilježen je i kod koncentracija K u lišću (Slika 9A). U pred-sušnom i post-sušnom razdoblju, sadnice u DH tretmanu imale su značajno više koncentracije Ca u lišću u usporedbi sa sadnicama u WL tretmanu (Slika 10C). Koncentracije Ca u lišću bukovih sadnica u svim tretmanima bile su u granicama normalne ishranjenosti s Ca u pred-sušnom i sušom razdoblju, dok su u post-sušnom razdoblju koncentracije Ca u svim tretmanima doseglye gornju granicu normalne ishranjenosti s Ca prema Mellert i Göttlein (2012) (Slika 10C).



Slika 10. Koncentracije kalcija (Ca) u lišću bukovih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. Isprekidane crne horizontalne linije ukazuju na donju i gornju granicu normalne ishranjenosti obične bukve kalcijem prema Mellert i Göttlein (2012).

5.2.5. Magnezij

Suša je značajno snizila koncentracije magnezija (Mg) u lišću bukovih sadnica u sušnom razdoblju (Tablica 3). U tom razdoblju, neredovito navodnjavane sadnice imale su značajno niže koncentracije magnezija u lišću u odnosu na redovito navodnjavane sadnice (Slika 11A). Međutim, razlike u koncentracijama Mg u lišću između pojedinih tretmana nisu bile statistički značajne (Slika 11C). U post-sušnom razdoblju, utjecaj interakcije suše i gnojidbe bio je statistički značajan za koncentracije Mg u lišću bukovih sadnica (Tablica 3). Redovito navodnjavanje u interakciji s visokom dozom gnojiva rezultiralo je nižim koncentracijama Mg u lišću, dok je redovito navodnjavanje u interakciji s niskom dozom gnojiva rezultiralo višim koncentracijama Mg u lišću (Slika 11C). Koncentracije Mg u lišću bukovih sadnica su u svim tretmanima i u sva tri razdoblja bile iznad granice normalne ishranjenosti s Mg prema Mellert i Göttlein (2012) (Slika 11C).



Slika 11. Koncentracije magnezija (Mg) u lišću bukovih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja. Isprekidane crne horizontalne linije ukazuju na gornju granicu normalne ishranjenosti obične bukve magnezijem prema Mellert i Göttlein (2012).

5.3. Utjecaj suše i gnojidbe na sadržaj biogenih makroelemenata u vegetativnim organima bukovih sadnica

Rezultati dvofaktorske ANOVA-e i Kruskal-Wallis testa (Tablica 4), zajedno s deskriptivnom statistikom sadržaja dušika, fosfora, kalija, kalcija i magnezija u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenju (Slika 12, 13, 14, 15, 16) otkrivaju utjecaj suše i gnojidbe na raspodjelu hraniva između različitih biljnih organa. Budući da su ove analize provedene na biljnom materijalu uzorkovanom na kraju vegetacijskog razdoblja, značajan utjecaj suše pokazuje dugotrajan efekt suše na sadržaj biogenih elemenata u raznim organima sadnica.

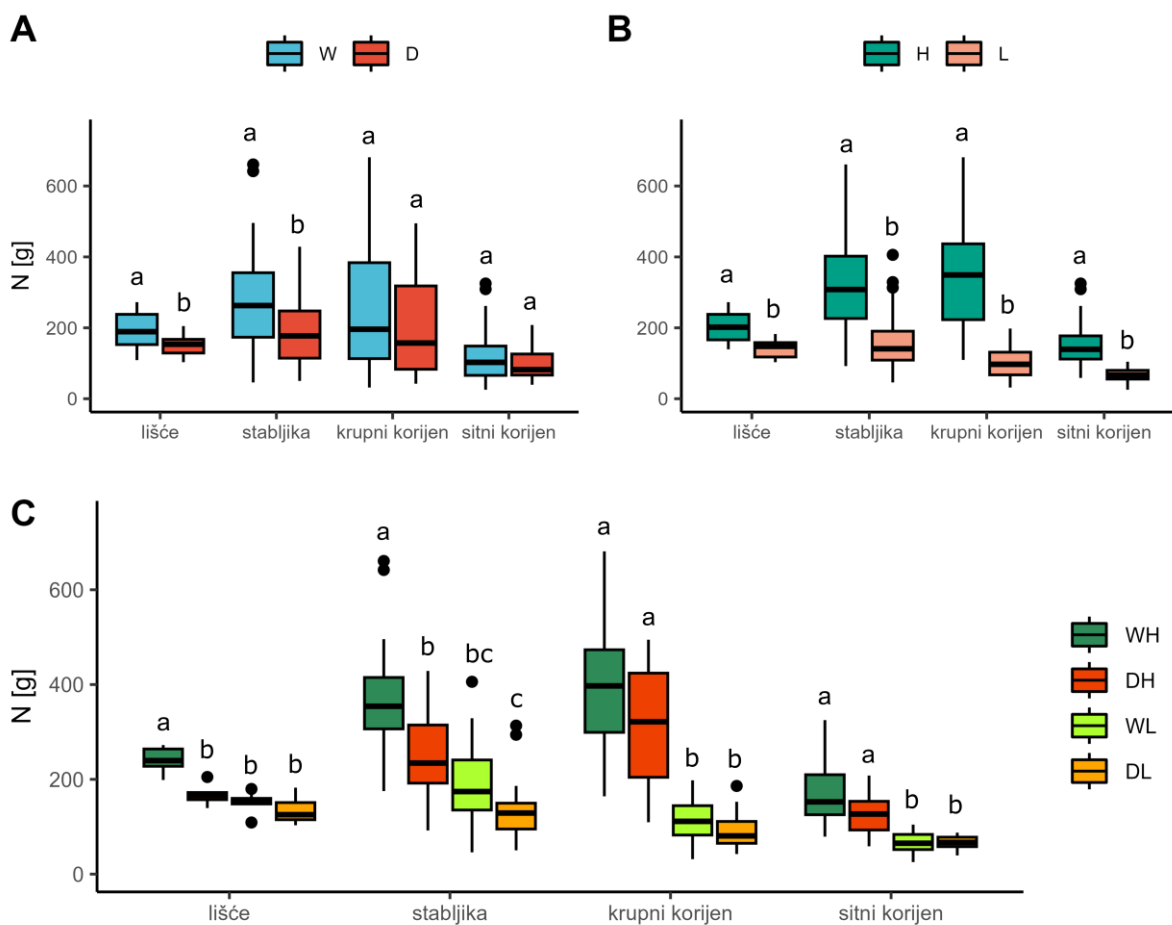
Ako je utjecaj suše bio značajan, a gnojidba je značajno povećala sadržaj biogenih elemenata kod neredovito navodnjavanih sadnica, te pritom nije bilo značajnih razlika između sadnica u WH i DH tretmanima, kao ni između sadnica u WL i DL tretmanima, možemo reći da je gnojidba ublažila negativne učinke suše.

Tablica 4. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na sadržaj dušika (N), fosfora (P), kalija (K), kalcija (Ca) i magnezija (Mg) u lišću izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e te u stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanom na kraju vegetacijskog razdoblja, pomoću Kruskal-Wallis testa

Parametar	Suša		Gnojidba		Suša x gnojidba	
	F value	<i>p</i>	F value	<i>p</i>	F value	<i>p</i>
Lišće						
N	30.16	0.00	52.19	0.00	11.93	0.00
P	14.21	0.00	0.89	0.35	0.45	0.51
K	35.09	0.00	108.73	0.00	19.71	0.00
Ca	11.27	0.00	0.88	0.36	1.05	0.31
Mg	15.35	0.00	0.40	0.53	0.18	0.68
	Suša		Gnojidba		Tretman	
	<i>H</i> (1)	<i>p</i>	<i>H</i> (1)	<i>p</i>	<i>H</i> (3)	<i>p</i>
Stabljika						
N	10.68	0.00	36.63	0.00	47.59	0.00
P	16.59	0.00	14.35	0.00	31.02	0.00
K	7.55	0.00	6.39	0.01	14.22	0.00
Ca	10.07	0.00	10.21	0.00	20.98	0.00
Mg	1.14	0.28	18.82	0.00	20.24	0.00
Krupni korijen						
N	2.48	0.11	66.75	0.00	69.31	0.00
P	7.87	0.00	27.60	0.00	35.63	0.00
K	3.49	0.06	28.69	0.00	33.39	0.00
Ca	4.06	0.04	3.63	0.06	7.86	0.05
Mg	2.74	0.09	29.80	0.00	32.65	0.00
Sitni korijen						
N	1.39	0.23	57.96	0.00	60.56	0.00
P	3.19	0.07	20.71	0.00	24.29	0.00
K	2.48	0.11	7.15	0.01	10.22	0.02
Ca	0.36	0.54	0.05	0.82	0.90	0.82
Mg	6.62	0.01	5.32	0.02	12.85	0.00
Podebljane vrijednosti ukazuju na značajan utjecaj suše, gnojidbe ili njihove interakcije/tretmana, $p < 0,05$						

5.3.1. Dušik

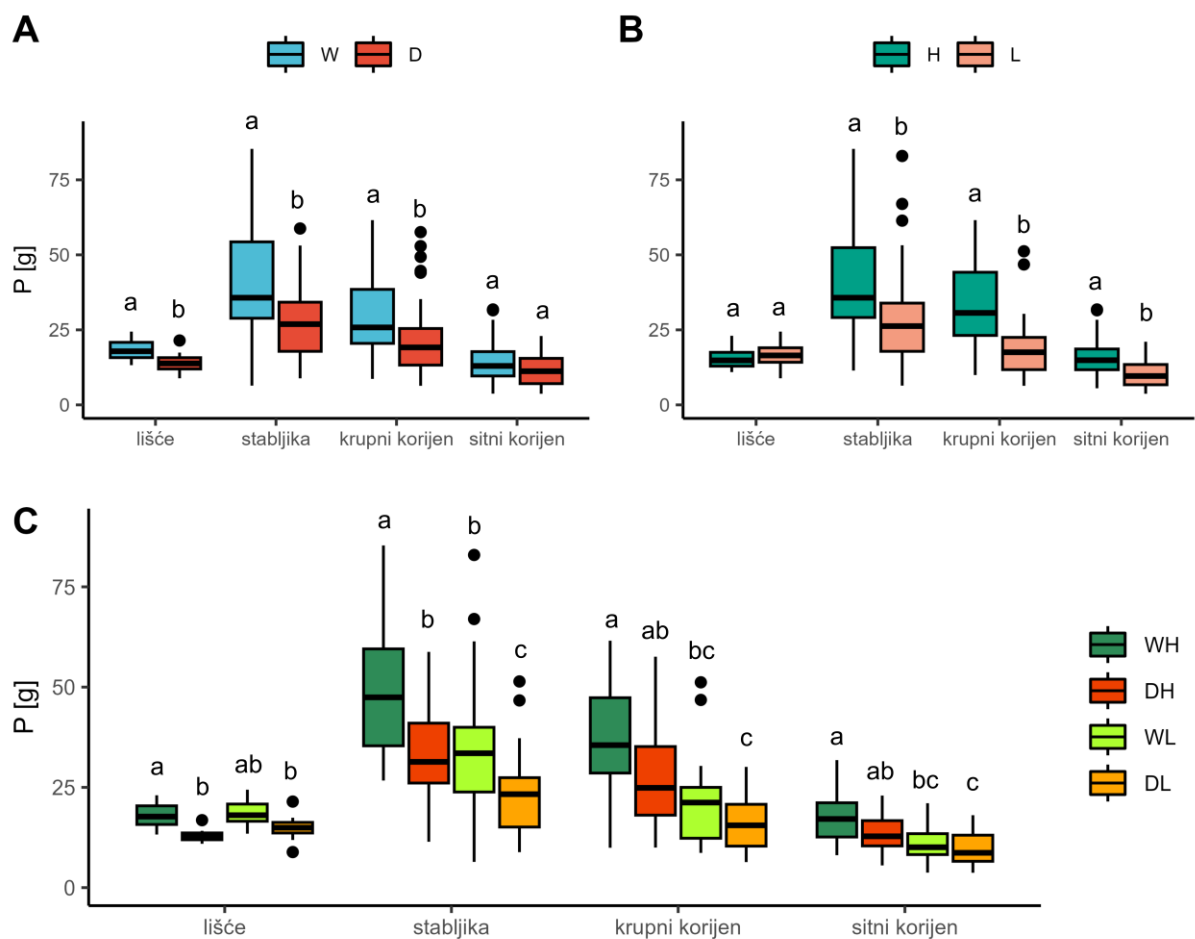
Suša je imala značajan utjecaj na sadržaj dušika u lišću i stabljici sadnica obične bukve (Tablica 4). Neredovito navodnjavane sadnice imale su niži sadržaj dušika u lišću i stabljici od redovito navodnjavanih sadnica (Slika 12A). Gnojidba je značajno utjecala na sadržaj dušika u svim biljnim organima (Tablica 4) na način da je povisila sadržaje dušika u svim promatranim organima (Slika 12B), no ne možemo reći da je visoka doza gnojidbe uspjela ublažiti negativan utjecaj suše na sadržaj N u lišću i stabljici, zbog značajnih razlika između sadnica u WH i DH tretmanu (Slika 12C). Suprotno tome između sadržaja dušika u stabljici sadnica u WL i DL tretmanu nije bilo značajnih razlika (Slika 12C), što ukazuje na to da je niska doza gnojidbe ublažila negativan utjecaj suše na sadržaj dušika u stabljici.



Slika 12. Sadržaj dušika (N) u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanih na kraju vegetacijskog razdoblja prikazani su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu (za lišće) i Wilcox post-hoc testa (za stabljiku, krupni i sitni korijen) označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana za svaki pojedini dio sadnice.

5.3.2. Fosfor

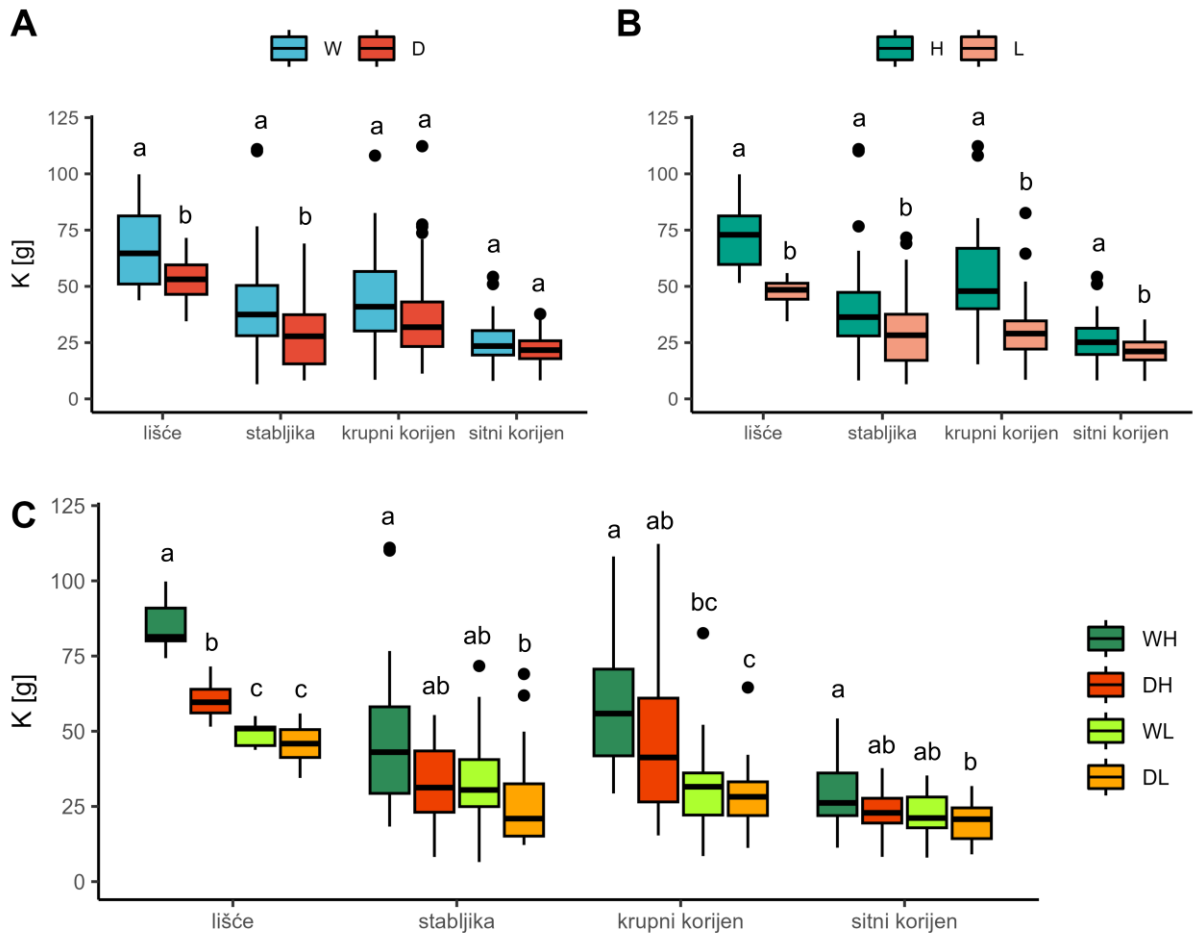
Suša je značajno smanjila sadržaj fosfora u lišću, stabljici i krupnom korijenu sadnica obične bukve (Tablica 4, Slika 13A). Gnojidba je značajno utjecala na sadržaj fosfora u stabljici, krupnom i sitnom korijenu (Tablica 4), pri čemu je visoka doza gnojidbe povećala sadržaj fosfora u tim biljnim organima (Slika 13B). Negativan utjecaj suše na sadržaj fosfora u krupnom korijenu ublažen je primjenom obje doze gnojiva. To je vidljivo iz činjenice da nije bilo značajnih razlika u sadržaju fosfora u krupnom korijenu između sadnica u WH i DH tretmanima, kao ni između sadnica u WL i DL tretmanima (Slika 13C).



Slika 13. Sadržaj fosfora (P) u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanih na kraju vegetacijskog razdoblja prikazani su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu (za lišće) i Wilcox post-hoc testa (za stabljiku, krupni i sitni korijen) označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana za svaki pojedini dio sadnice.

5.3.3. Kalij

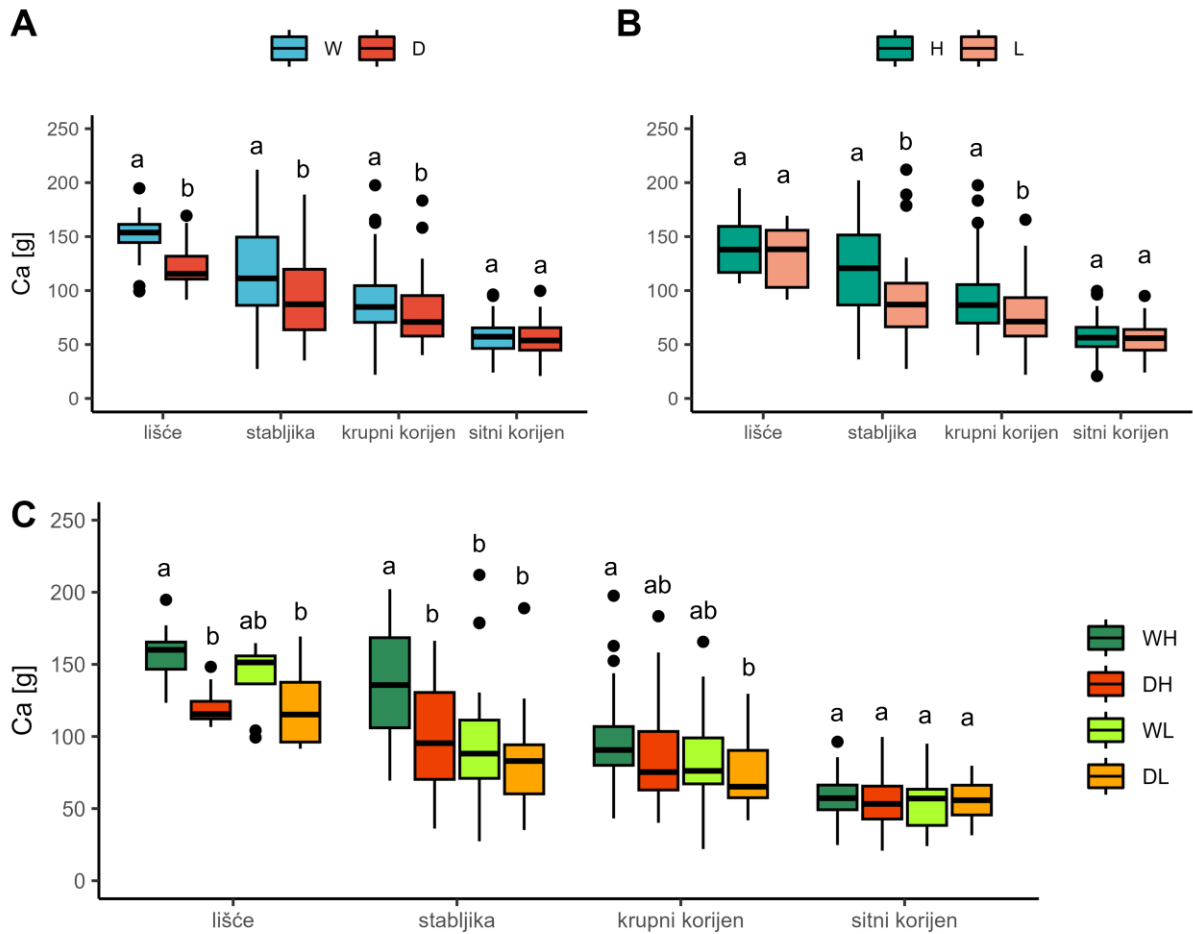
Suša je značajno smanjila sadržaj kalija u lišću i stabljici sadnica obične bukve (Tablica 4, Slika 14A). Gnojidba je značajno utjecala na sadržaj kalija u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu (Tablica 4), pri čemu je visoka doza gnojidbe povećala sadržaj kalija u tim biljnim organima (Slika 14B). Visoka doza gnojidbe povećala je sadržaj kalija u lišću i krupnom korijenu kod sadnica u DH tretmanu u odnosu na sadnice u DL tretmanu (Slika 14C).



Slika 14. Sadržaj kalija (K) u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanih na kraju vegetacijskog razdoblja prikazani su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozom gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu (za lišće) i Wilcox post-hoc testa (za stabljiku, krupni i sitni korijen) označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana za svaki pojedini dio sadnice.

5.3.4. Kalcij

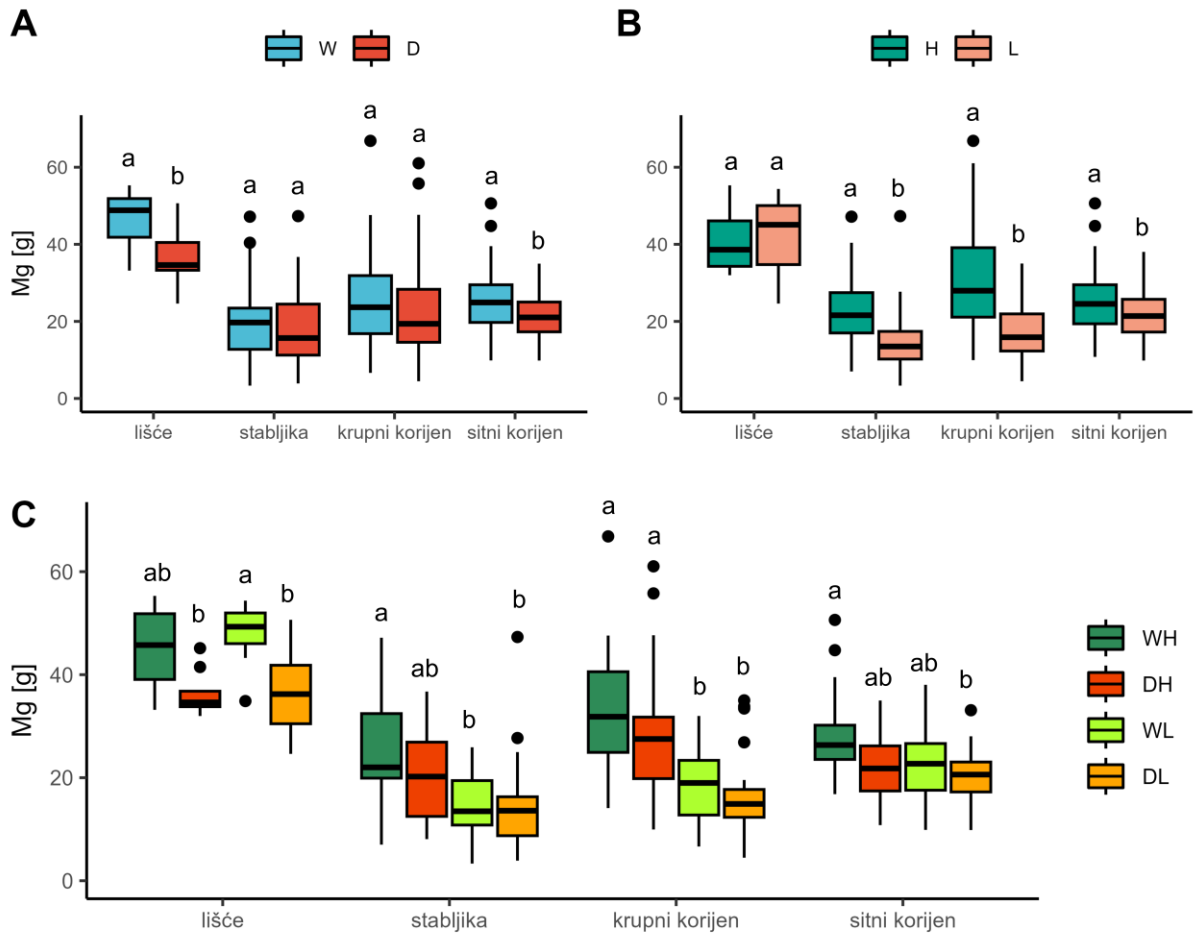
Suša je značajno smanjila sadržaj kalcija u lišću, stabljici i krupnom korijenu sadnica obične bukve (Tablica 4, Slika 15A). Gnojidba je značajno utjecala na sadržaj kalcija u stabljici i krupnom korijenu (Tablica 4), pri čemu je visoka doza gnojidbe povećala sadržaj kalcija u tim biljnim organima (Slika 15B). Visoka doza gnojiva imala je značajan utjecaj samo kod redovito navodnjavanih sadnica povećavajući sadržaj Ca u lišću i stabljici u odnosu na neredovito navodnjavane sadnice (Slika 15C).



Slika 15. Sadržaj kalcija (Ca) u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanih na kraju vegetacijskog razdoblja prikazani su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu (za lišće) i Wilcox post-hoc testa (za stabljiku, krupni i sitni korijen) označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana za svaki pojedini dio sadnice.

5.3.5. Magnezij

Suša je značajno smanjila sadržaj magnezija u lišću i sitnom korijenu sadnica obične bukve (Tablica 4, Slika 15A). Gnojidba je značajno utjecala na sadržaj magnezija u stabljici, krupnom i sitnom korijenu (Tablica 4), pri čemu je visoka doza gnojidbe povećala sadržaj magnezija u tim biljnim organima (Slika 15B). Negativan utjecaj suše na sadržaj Mg u lišću ublažila je visoka doza gnojiva s obzirom da između sadnica u WH i DH tretmanu nisu zabilježene značajne razlike (Slika 15C).



Slika 16. Sadržaj magnezija (Mg) u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica uzorkovanih na kraju vegetacijskog razdoblja prikazani su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu (za lišće) i Wilcox post-hoc testa (za stabljiku, krupni i sitni korijen) označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana za svaki pojedini dio sadnice.

5.4. Utjecaj suše i gnojidbe na koncentracije fotosintetskih pigmentata u lišću bukovih sadnica

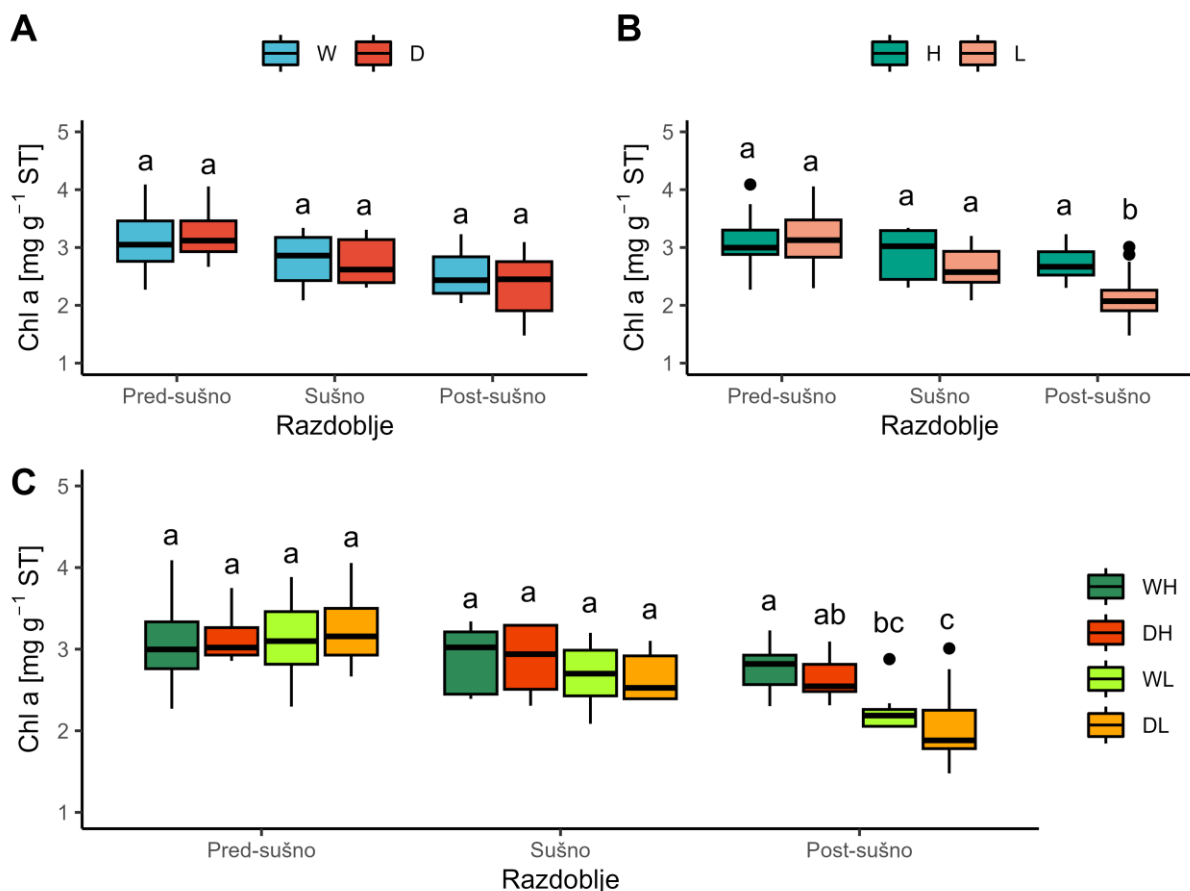
Rezultati dvofaktorske ANOVA-e (Tablica 5) u kombinaciji s rezultatima deskriptivne statistike i prikazom razlika između sadnica iz različitih skupina navodnjavanja, doze gnojidbe i tretmana otkrivaju utjecaj suše, gnojidbe i njihove interakcije na koncentracije fotosintetskih pigmentata u lišću bukovih sadnica tijekom pred-sušnog, sušnog i post-sušnog razdoblja (Slika 17, 18, 19, 20). Očekivano u pred-sušnom razdoblju utjecaj suše nije bio značajan za koncentracije fotosintetskih pigmentata u lišću bukovih sadnica (Tablica 5).

Tablica 5. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na koncentracije klorofila *a* (Chl *a*), klorofila *b* (Chl *b*), ukupnih klorofila (Chl *a+b*) i karotenoida (Car) u lišću bukovih sadnica uzorkovanog u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e.

Parametar	Suša		Gnojidba		Suša x gnojidba	
	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
Pred-sušno razdoblje						
Chl <i>a</i> (mg g ⁻¹)	0,27	0,61	0,10	0,75	0,04	0,84
Chl <i>b</i> (mg g ⁻¹)	0,16	0,70	0,09	0,76	1,09	0,30
Chl <i>a+b</i> (mg g ⁻¹)	0,29	0,60	0,13	0,72	0,44	0,51
Car (mg g ⁻¹)	0,00	0,98	0,05	0,83	1,27	0,27
Sušno razdoblje						
Chl <i>a</i> (mg g ⁻¹)	0,07	0,79	2,16	0,15	0,01	0,90
Chl <i>b</i> (mg g ⁻¹)	2,23	0,15	53,04	0,00	0,07	0,79
Chl <i>a+b</i> (mg g ⁻¹)	0,18	0,68	62,81	0,00	4,47	0,04
Car (mg g ⁻¹)	1,30	0,26	9,24	0,01	2,29	0,03
Post-sušno razdoblje						
Chl <i>a</i> (mg g ⁻¹)	1,33	0,26	18,27	0,00	0,02	0,88
Chl <i>b</i> (mg g ⁻¹)	0,27	0,61	15,62	0,00	0,00	0,94
Chl <i>a+b</i> (mg g ⁻¹)	0,92	0,35	19,10	0,00	0,02	0,90
Car (mg g ⁻¹)	0,15	0,70	0,73	0,40	5,07	0,14
Podebljane vrijednosti ukazuju na značajan utjecaj suše, gnojidbe ili njihove interakcije, <i>p</i> < 0,05						

5.4.1. Klorofil a

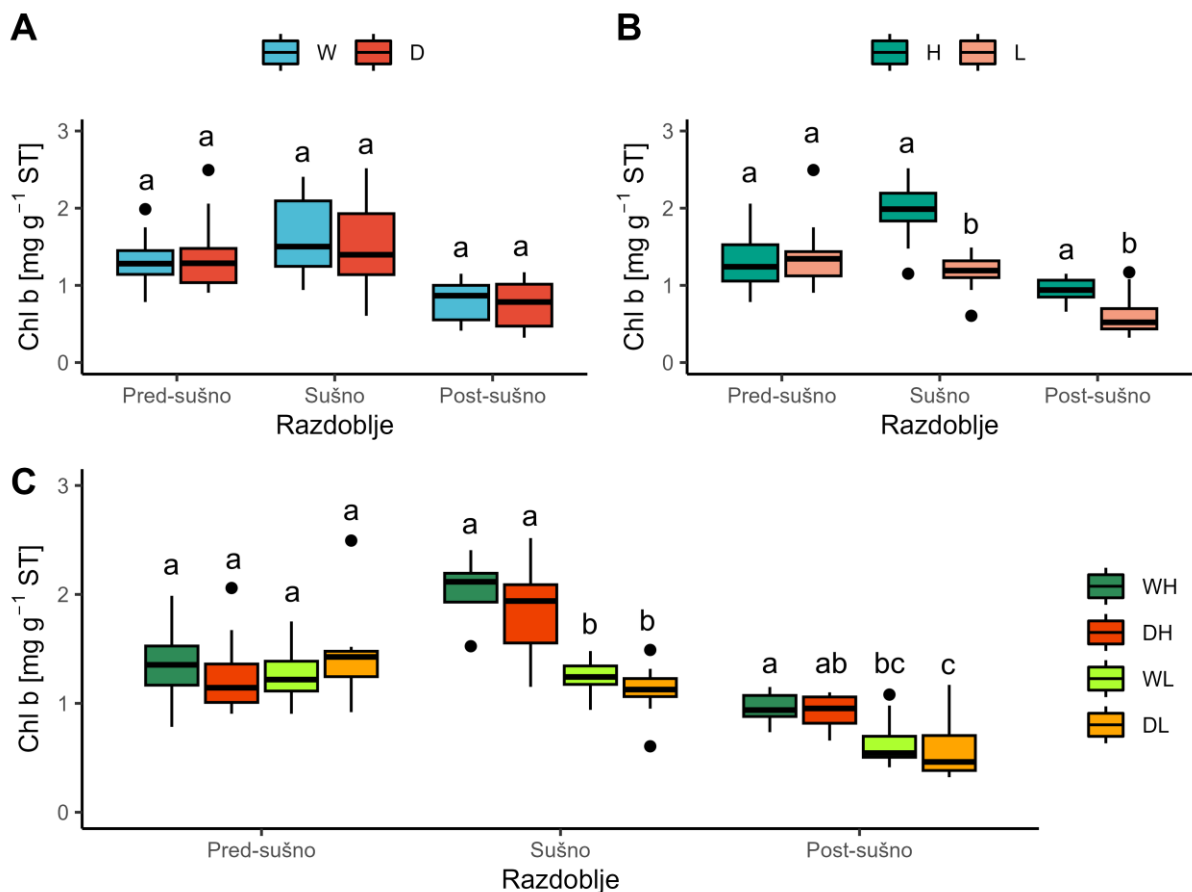
Na koncentracije klorofila *a* (Chl *a*) u lišću bukovih sadnica statistički značajan utjecaj imala je samo gnojidba i to samo u post-sušnom razdoblju (Tablica 5) i to na način da je visoka doza gnojiva povisila je koncentracije klorofila *a* u lišću sadnica (Slika 17B). Redovito navodnjavane sadnice tretirane visokom dozom gnojiva (WH) imale su značajno višu koncentraciju Chl *a* u usporedbi s sadnicama tretiranim niskom dozom gnojiva (WL i DL tretman) samo u post-sušnom razdoblju (Slika 17C). Također u istom razdoblju, neredovito navodnjavane sadnice tretirane visokom dozom gnojiva (DH) imale su značajno višu koncentraciju Chl *a* od sadnica u DL tretmanu (Slika 17C).



Slika 17. Koncentracije klorofila *a* (Chl *a*) u lišću bukovih sadnica prikazane su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju, uz prikaz statistički značajnih razlika unutar svakog razdoblja. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja.

5.4.2. Klorofil b

Na koncentracije klorofila *b* (Chl *b*) u lišću bukovih sadnica statistički značajan utjecaj imala je gnojidba u sušnom i post-sušnom razdoblju (Tablica 5). Visoka doza gnojiva povisila je koncentracije Chl *b* u lišću sadnica (Slika 18B). U sušnom razdoblju sadnice tretirane visokom dozom gnojiva (u WH i DH tretmanu) imale značajno više koncentracije Chl *b* od sadnica tretiranih niskom dozom gnojiva (u WL i DL tretmanu) (Slika 18C). U post-sušnom razdoblju redovito navodnjavane sadnice tretirane visokom dozom gnojiva (WH) imale su značajno višu koncentraciju Chl *b* u usporedbi s sadnicama tretiranim niskom dozom gnojiva (WL i DL tretman) (Slika 18C). Također, u isto razdoblju neredovito navodnjavane sadnice tretirane visokom dozom gnojiva (DH) imale su značajno višu koncentraciju Chl *b* od sadnica u DL tretmanu (Slika 18C).

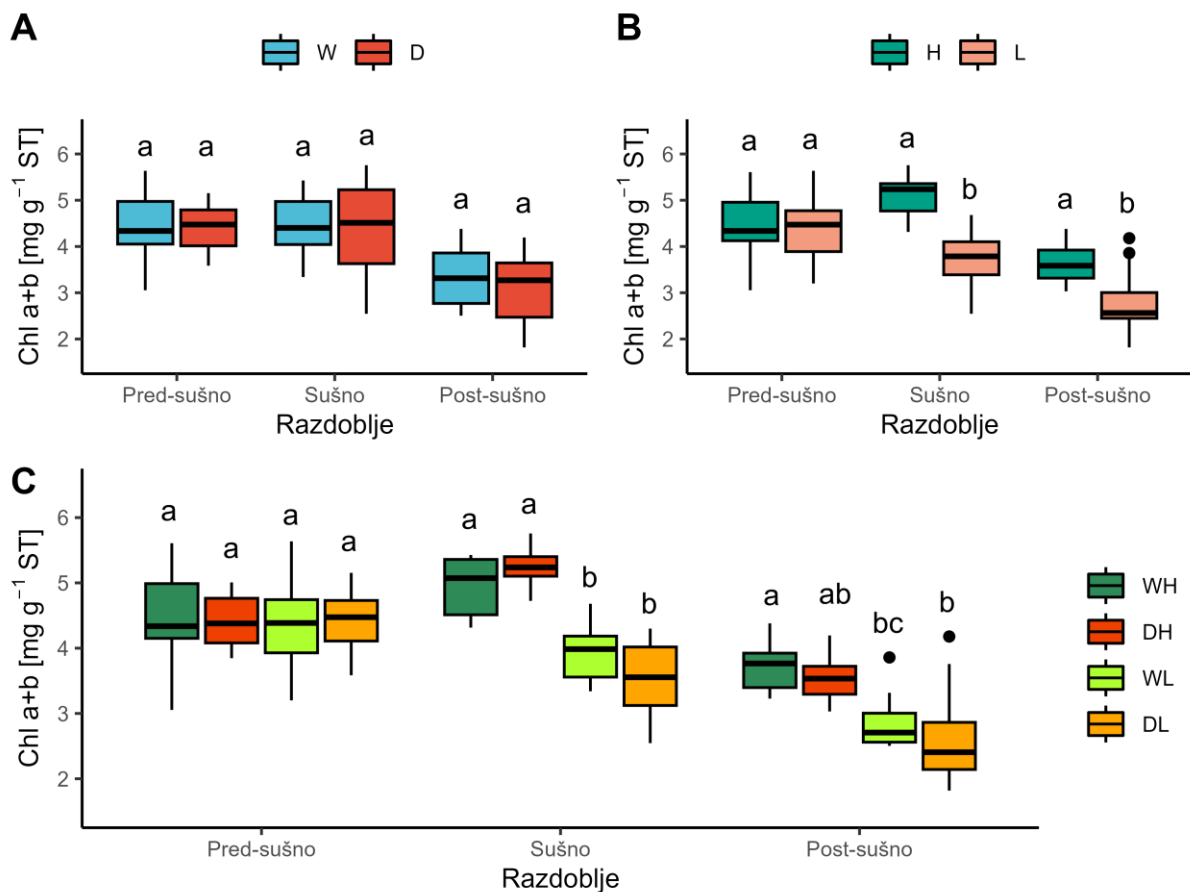


Slika 18. Koncentracije klorofila *b* (Chl *b*) u lišću bukovih sadnica prikazane su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju, uz prikaz statistički značajnih razlika unutar svakog razdoblja. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja.

5.4.3. Ukupni klorofili

Na koncentraciju ukupnih klorofila (Chl $a+b$) u lišću bukovih sadnica statistički značajan utjecaj imala je gnojidba u sušnom razdoblju i post-sušnom razdoblju (Tablica 5). Visoka doza gnojiva u tim razdobljima značajno je povisila koncentracije Chl $a+b$ u lišću sadnica (Slika 19B).

U sušnom razdoblju sadnice tretirane visokom dozom gnojiva (u WH i DH tretmanu) imale značajno više koncentracije Chl $a+b$ od sadnica tretiranih niskom dozom gnojiva (u WL i DL tretmanu) (Slika 19C). U post-sušnom razdoblju redovito navodnjavane sadnice tretirane visokom dozom gnojiva (WH) imale su značajno višu koncentraciju Chl $a+b$ u usporedbi s sadnicama tretiranim niskom dozom gnojiva (WL i DL tretman) (Slika 18C). Također, neredovito navodnjavane sadnice tretirane visokom dozom gnojiva (DH) imale su značajno višu koncentraciju Chl $a+b$ od sadnica u DL tretmanu (Slika 19C).

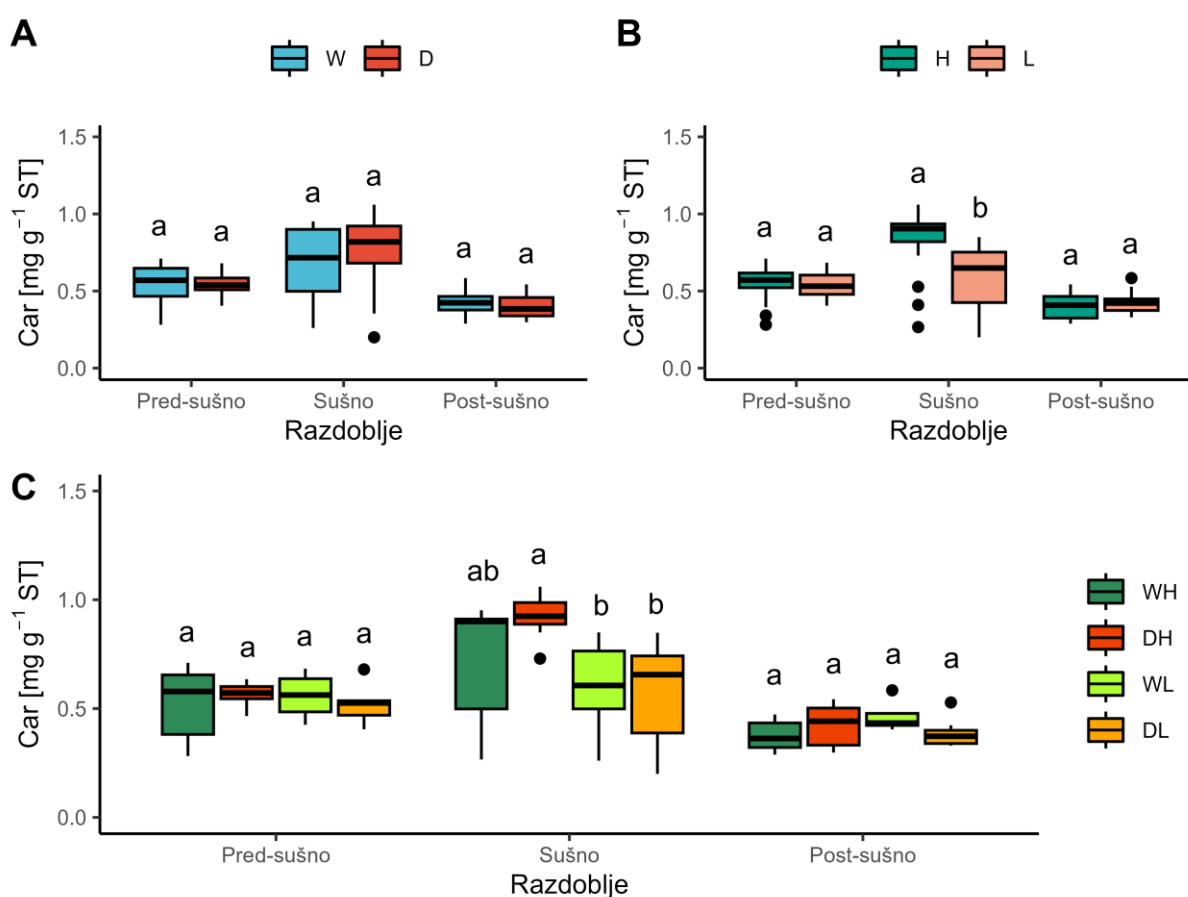


Slika 19. Koncentracije ukupnih klorofila (Chl $a+b$) u lišću bukovih sadnica prikazane su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju, uz prikaz statistički značajnih razlika unutar svakog razdoblja. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu označene

su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja.

5.4.4. Karotenoidi

Statistički značajan utjecaj na koncentraciju karotenoida (Car) u lišću bukovih sadnica u sušnom razdoblju imala je gnojidba i interakcija suše i gnojidbe (Tablica 5). Visoka doza gnojiva, kao i interakcija suše i gnojidbe povisile su koncentracije Car u lišću sadnica (Slika 20B, Slika 20C). Neredovito navodnjavane sadnice uzorkovane u sušnom razdoblju tretirane visokom dozom gnojiva (u DH tretmanu) imale su značajno više koncentracije Car u lišću od sadnica tretiranih niskom dozom gnojiva (u WL i DL tretmanu) (Slika 20C).



Slika 20. Koncentracije karotenoida (Car) u lišću bukovih sadnica prikazane su pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju, uz prikaz statistički značajnih razlika unutar svakog razdoblja. Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja.

5.5. Utjecaj suše i gnojidbe na fotosintezu bukovih sadnica

Rezultati Kruskal-Wallis-ova testa (Tablica 6) i dvofaktorske ANOVA-e (Tablica 8) u kombinaciji s rezultatima deskriptivne statistike (Tablica 7 i 9) i prikazom cjelosezonskog trenda mjerenih parametara koji opisuju fotosintetsku aktivnost bukovih sadnica otkrivaju cjelokupan utjecaj suše i gnojidbe na njihovu fotosintezu tijekom pred-sušnog, sušnog i post-sušnog razdoblja. Očekivano, u pred-sušnom razdoblju utjecaj gnojidbe nije bio značajan za parametre izmjene plinova (g_s , c_i i A) (Tablica 6). Također, u pred-sušnom razdoblju utjecaj gnojidbe bio je značajan za stopu fotosinteze (A) (Tablica 6).

Tablica 6. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i tretmana (WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva) na provodljivost puči (g_s), intercelularnu koncentraciju CO_2 (c_i) i stopu asimilacije CO_2 (A) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju izračunato pomoću Kruskal-Wallis testa.

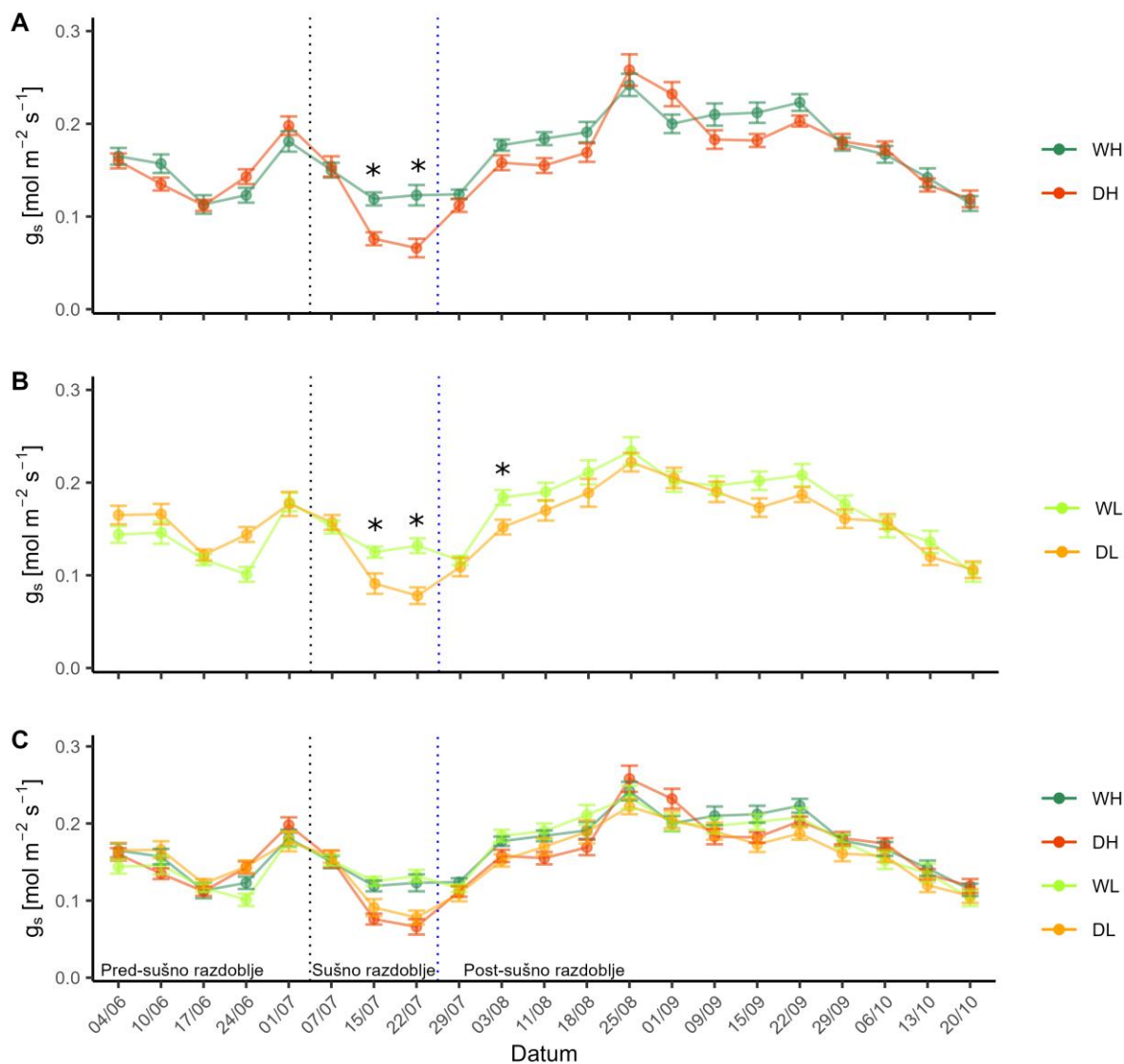
Parametar	Suša		Gnojidba		Tretman	
	$H(1)$	p	$H(1)$	p	$H(3)$	p
Pred-sušno razdoblje						
g_s ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	4,57	0,06	0,40	0,53	7,92	0,05
c_i ($\mu mol\ CO_2\ mol^{-1}$)	0,05	0,82	0,38	0,53	0,53	0,91
A ($\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)	0,03	0,85	5,64	0,01	7,99	0,05
Sušno razdoblje						
g_s ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	27,07	0,00	2,6	0,11	43,55	0,00
c_i ($\mu mol\ CO_2\ mol^{-1}$)	43,40	0,00	0,17	0,68	29,65	0,00
A ($\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)	20,18	0,00	0,31	0,58	20,49	0,00
Post-sušno razdoblje						
g_s ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	11,93	0,00	3,25	0,07	15,3	0,00
c_i ($\mu mol\ CO_2\ mol^{-1}$)	4,45	0,03	27,3	0,00	33,31	0,00
A ($\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)	7,49	0,00	47,83	0,00	57,32	0,00
Podebljane vrijednosti ukazuju na značajan utjecaj suše, gnojidbe ili tretmana, $p < 0,05$						

Tablica 7. Srednje vrijednosti \pm standardna pogreška provodljivosti puči (g_s), intercelularne koncentracije CO_2 (c_i) i stope asimilacije CO_2 (A) pod utjecajem suše (redovito - W u odnosu na neredovito - D navodnjavanje), gnojidbe (visoka - H u odnosu na nisku - L dozu gnojiva) i tretmana (WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Rezultati Dunn post-hoc testa označeni su malim slovima (a,b,c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika.

Parametar	Suša		Gnojidba		Tretmani			
	W	D	H	L	WH	DH	WL	DL
Pred-sušno razdoblje								
g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,14 \pm 0,00 a	0,15 \pm 0,00 a	0,15 \pm 0,00 a	0,15 \pm 0,00 a	0,15 \pm 0,00 ab	0,15 \pm 0,00 ab	0,14 \pm 0,00 b	0,15 \pm 0,00 a
c_i ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	207,04 \pm 3,12 a	204,16 \pm 3,04 a	204,33 \pm 2,8 a	206,85 \pm 3,32 a	206,27 \pm 3,79 a	202,39 \pm 4,16 a	207,81 \pm 4,97 a	205,90 \pm 4,45 a
A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	14,19 \pm 0,25 a	14,16 \pm 0,26 a	14,54 \pm 0,26 a	13,82 \pm 0,25 b	14,86 \pm 0,36 a	14,22 \pm 0,39 ab	13,52 \pm 0,34 b	14,11 \pm 0,35 ab
Sušno razdoblje								
g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,13 \pm 0,00 a	0,10 \pm 0,00 b	0,12 \pm 0,00 a	0,12 \pm 0,00 a	0,13 \pm 0,00 a	0,10 \pm 0,00 b	0,14 \pm 0,00 a	0,11 \pm 0,00 b
c_i ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	247,02 \pm 6,28 a	190,86 \pm 5,12 b	220,14 \pm 6,35 a	218,02 \pm 5,81 a	248,80 \pm 10,05 a	191,50 \pm 7,62 b	245,24 \pm 7,59 a	190,22 \pm 7,88 b
A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	13,28 \pm 0,39a	10,42 \pm 0,42 b	11,62 \pm 0,42 a	12,09 \pm 0,42 a	12,95 \pm 0,54 a	10,29 \pm 0,62 b	13,61 \pm 0,56 a	10,55 \pm 0,58 b
Post-sušno razdoblje								
g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,18 \pm 0,00 a	0,17 \pm 0,00 b	0,18 \pm 0,00 a	0,17 \pm 0,00 b	0,18 \pm 0,00a	0,17 \pm 0,00 ab	0,18 \pm 0,00 a	0,16 \pm 0,00 b
c_i ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	248,01 \pm 1,66 a	252,81 \pm 1,97 b	244,44 \pm 1,75 a	256,38 \pm 1,87 b	241,29 \pm 2,22c	247,58 \pm 2,70b	254,73 \pm 2,42 a	258,04 \pm 2,85 a
A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	12,62 \pm 0,15 a	12,10 \pm 0,16 b	13,13 \pm 0,15 a	11,59 \pm 0,15 b	13,44 \pm 0,19 a	12,82 \pm 0,23 a	11,80 \pm 0,22 b	11,38 \pm 0,20 b

5.5.1. Provodljivost puči

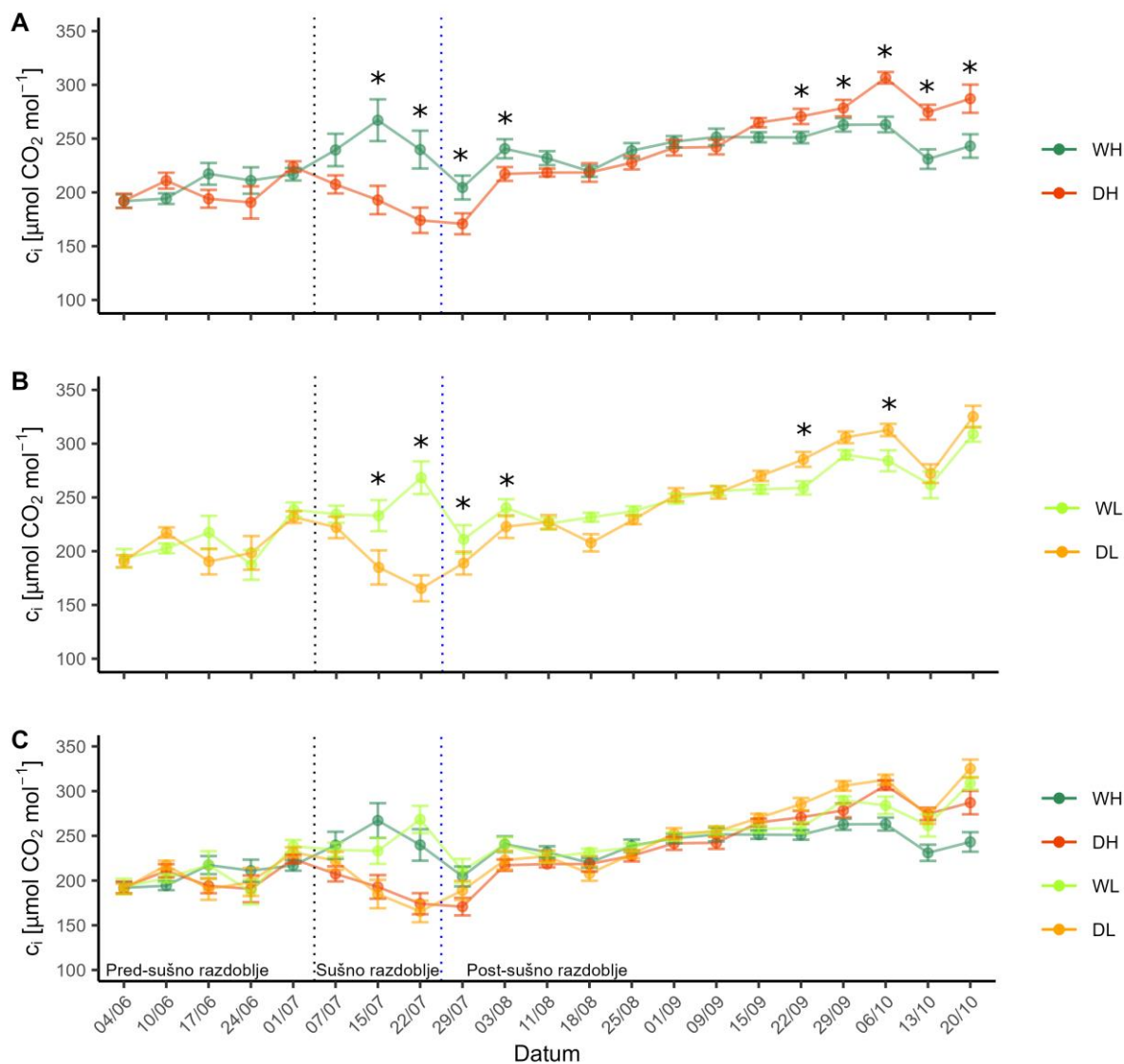
U pred-sušnom razdoblju dinamika provodljivosti puči (g_s) bila je slična u svim tretmanima (Slika 21C). Tijekom sušnog razdoblja, g_s u DH i DL tretmanu počela je opadati i to podjednakom dinamikom te je već nakon desetog dana sušnog razdoblja bila značajno niža nego u WH, odnosno WL tretmanu (Slika 21A i B). Nakon ponovnog navodnjavanja (tijekom post-sušnog razdoblja), g_s se u DH i DL tretmanima počela naglo oporavljati, dosegnuvši razinu WH, odnosno WL tretmana za dva dana (Slika 21A i B). Međutim, nakon tjedan dana, vrijednosti g_s kod neredovito navodnjavanih sadnica s niskom dozom gnojidbe pokazale su značajno odstupanje u odnosu na sadnice u WL tretmanu (Slika 21B). Prema rezultatima Kruskal-Wallis testa, u post-sušnom razdoblju, srednje vrijednosti g_s u DL tretmanu i dalje su bile signifikantno niže od onih u WL tretmanu, dok između vrijednosti g_s sadnica u DH i WH tretmanu nisu zabilježene signifikantne razlike (Tablica 7). Takav rezultat ukazuje da visoka doza gnojiva ima pozitivan utjecaj na g_s bukovih sadnica tijekom post-sušnog razdoblja.



Slika 21. Sezonska dinamika provodljivosti puči (g_s) za tretmane visoke gnojidbe (A), tretmane niske gnojidbe (B) i sve tretmane (C) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak sušnog razdoblja, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja i početak post-sušnog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana prema Dunn post-hoc test testu su označene zvijezdicom ($p < 0,05$).

5.5.2. Intercelularna koncentracija CO₂

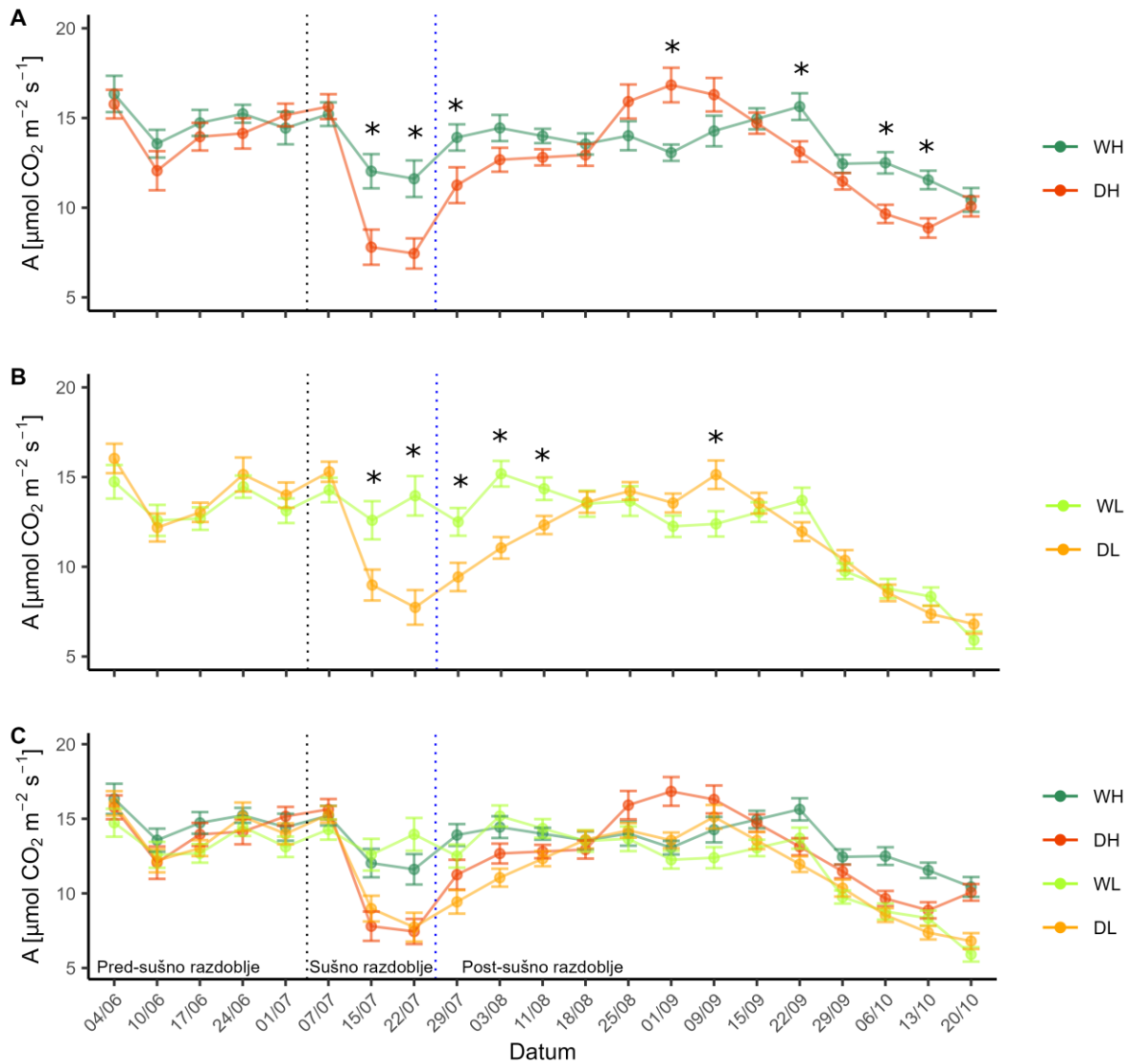
U pred-sušnom razdoblju intercelularna koncentracija CO₂ (c_i) nije se značajno razlikovala između različitih tretmana (Tablica 7). U sušnom razdoblju, c_i neredovito navodnjavanih sadnica (u DH i DL tretmanu) počela je opadati, te je desetog dana suše bila značajno snižena u odnosu na redovito navodnjavane sadnice (u WH i WL tretmanu), čije su vrijednosti za to vrijeme rasle. Nakon tri tjedna suše, sadnice u DH tretmanu imale su 27 % nižu c_i od sadnica u WH tretmanu, dok su sadnice u DL tretmanu imale c_i 38% nižu u usporedbi s WL tretmanom, što ukazuje da gnojidba pomaže u održavanju c_i u sušnom razdoblju. Ipak, razlika između vrijednosti c_i u DH i DL tretmanu nije bila statistički značajna (Slika 22C). Nakon ponovnog navodnjavanja, vrijednosti c_i su porasle, ali su se potpuno oporavile tek nakon tri tjedna, koliko je trebalo sadnicama u DH tretmanu da dosegnu c_i sadnica u WH tretmanu (Slika 22A) i sadnicama u DL tretmanu da dosegnu c_i sadnica u WL tretmanu (Slika 22B). U post-sušnom razdoblju, c_i bila je slična kod svih tretmana, pred kraj rujna kada su vrijednosti c_i neredovito navodnjavanih sadnica značajno premašile vrijednosti redovito navodnjavanih sadnica (Slika 22C). Kruskal-Wallis test potvrdio je značajno sniženje c_i u sušnom razdoblju, neovisno o dozi gnojidbe (Tablica 6). Međutim, u post-sušnom razdoblju, sadnice u WH i DH tretmanu imale su značajno nižu c_i od sadnica u WL i DL tretman (Tablica 7).



Slika 22. Sezonska dinamika intercelularne koncentracije CO_2 (c_i) za tretmane visoke gnojidbe (A), tretmane niske gnojidbe (B) i sve tretmane (C) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak sušnog razdoblja, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja i početak post-sušnog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema Dunn post-hoc testu, označene su zvjezdicom ($p < 0,05$).

5.5.3. Stopa asimilacije CO₂

U pred-sušnom razdoblju stopa asimilacije CO₂ ili stopa fotosinteze (A) nije se značajno razlikovala između sadnica u WH i DH tretmanu (Slika 23A), niti između sadnica u WL i DL tretmanu (Slika 23B). U sušnom razdoblju vrijednosti A suši izloženih sadnica počele su padati, te su nakon dva tjedna kod sadnica u DH i DL tretmanu bile značajno niže u odnosu na WH i WL tretman (Slika 23C). Za bolju usporedbu utjecaja suše u oba tretmana gnojidbe, odstupanja u A izračunata su kao postotak kumulativne razlike, što predstavlja kvalitativnu procjenu fotosintetskog odgovora. Nakon tri tjedna suše, A kod sadnica iz DH tretmana smanjila se 36% u odnosu na A sadnica iz WH tretmana, dok je kod sadnica u DL tretmanu zabilježen još veći pad A od 45% u odnosu na WL. Nakon ponovnog navodnjavanja, vrijednosti A pokazale su različitu brzinu oporavka kod sadnica u DH i DL tretmanu. Sadnice u DH tretmanu dosegnule su vrijednosti A sadnica u WH tretmanu, nakon svega tjedan dana (Slika 23A), dok je sadnicama u DL tretmanu trebalo tri tjedna da dosegnu A sadnica u WL tretmanu (Slika 23B). Nakon izjednačenja A (15.09.) sadnice izložene suši jedno su kraće vrijeme imale A višu od redovito navodnjavanih sadnica nakon čega su vrijednosti u WH tretmanu bile značajno više od DH sve do samog kraja pokusa, dok su vrijednosti u WL i DL tretmanima uglavnom bile podjednake. Kruskal-Wallis test potvrdio je značajno sniženje A pod utjecajem suše, neovisno o gnojidbi (Tablica 7). Unatoč i dalje značajnom utjecaju suše i u post-sušnom razdoblju, visoka doza gnojidbe stimulirala je A u post-sušnom razdoblju koja je bila značajno viša kod WH i DH sadnica nego kod WL i DL sadnica (Tablica 7).



Slika 23. Sezonska dinamika stope fotosinteze (A) za tretmane visoke gnojidbe (A), tretmane niske gnojidbe (B) i sve tretmane (C) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak sušnog razdoblja, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja i početak post-sušnog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema Dunn post-hoc testu, označene su zvjezdicom ($p < 0,05$).

Tablica 8. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na maksimalni kvantni prinos fotosustava II (F_v/F_m) i indeks ukupne fotosintetske učinkovitosti (PI_{total}) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e.

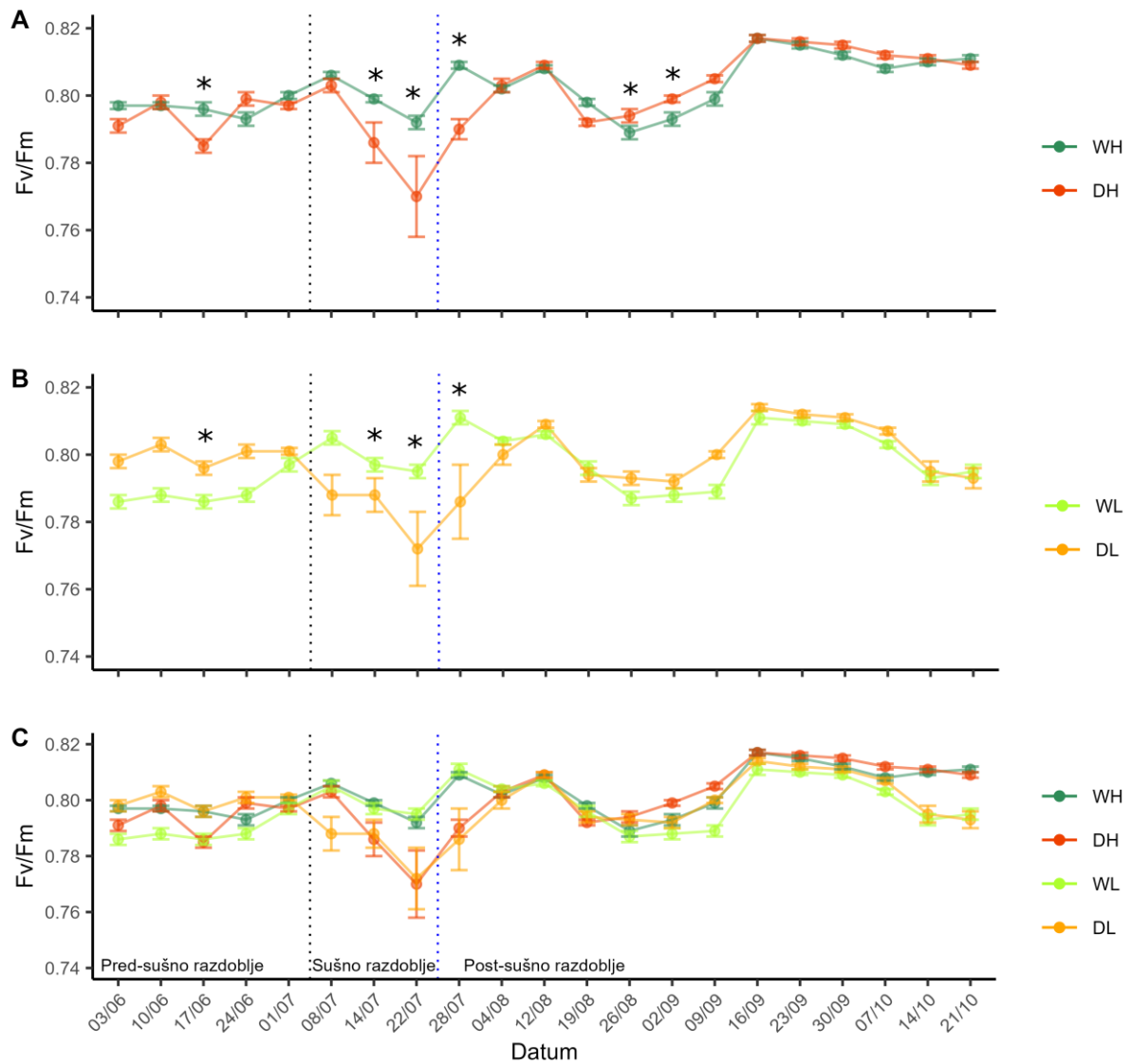
Parametar	Suša		Gnojidba		Suša x gnojidba	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Pred-sušno razdoblje						
F_v/F_m	27,91	0,00	1,69	0,19	71,54	0,00
PI_{total}	4,99	0,03	152,09	0,00	27,39	0,00
Sušno razdoblje						
F_v/F_m	18,16	0,00	0,29	0,59	0,36	0,55
PI_{total}	10,31	0,00	86,84	0,00	3,85	0,05
Post-sušno razdoblje						
F_v/F_m	0,02	0,89	62,69	0,00	0,05	0,83
PI_{total}	40,70	0,00	1212,26	0,00	15,96	0,00
Podebljane vrijednosti ukazuju na značajan utjecaj suše, gnojidbe ili tretmana, $p < 0,05$						

Tablica 9. Srednje vrijednosti \pm standardna pogreška maksimalnog kvantnog prinosa fotosustava II (Fv/Fm) i indeksa ukupne fotosintetske učinkovitosti (PI_{total}) pod utjecajem suše (redovito - W u odnosu na neredovito - D navodnjavanje), gnojidbe (visoka - H u odnosu na nisku - L dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba); WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Rezultati Tukey post-hoc testa označeni su malim slovima (a,b,c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika.

Parametar	Suša		Gnojidba		Suša x gnojidba			
	W	D	H	L	WH	DH	WL	DL
Pred-sušno razdoblje								
Fv/Fm	0,79 \pm 0,00 b	0,80 \pm 0,00 a	0,80 \pm 0,00 a	0,79 \pm 0,00 b	0,80 \pm 0,00 b	0,79 \pm 0,00 b	0,79 \pm 0,00 c	0,80 \pm 0,00 a
PI _{total}	1,66 \pm 0,02 b	1,74 \pm 0,03 a	1,92 \pm 0,03 a	1,49 \pm 0,02 b	1,97 \pm 0,03 a	1,86 \pm 0,05 a	1,36 \pm 0,03 c	1,62 \pm 0,04 b
Sušno razdoblje								
Fv/Fm	0,80 \pm 0,00 a	0,79 \pm 0,00 b	0,79 \pm 0,00 a	0,79 \pm 0,00 a	0,80 \pm 0,00 a	0,79 \pm 0,01 b	0,80 \pm 0,02 a	0,78 \pm 0,01 b
PI _{total}	1,73 \pm 0,04 a	1,58 \pm 0,03 b	1,87 \pm 0,04 a	1,44 \pm 0,03 b	1,99 \pm 0,06 a	1,75 \pm 0,05 b	1,47 \pm 0,04 c	1,41 \pm 0,04 c
Post-sušno razdoblje								
Fv/Fm	0,80 \pm 0,00 a	0,80 \pm 0,00 a	0,81 \pm 0,00 a	0,80 \pm 0,00 b	0,81 \pm 0,00 a	0,81 \pm 0,00 a	0,80 \pm 0,00 b	0,80 \pm 0,00 b
PI _{total}	1,65 \pm 0,02 a	1,51 \pm 0,02 b	1,76 \pm 0,02 a	1,20 \pm 0,01 b	2,07 \pm 0,03 a	1,85 \pm 0,03 b	1,23 \pm 0,02 c	1,18 \pm 0,02 c

5.5.4. Maksimalni kvantni prinos fotosustava II

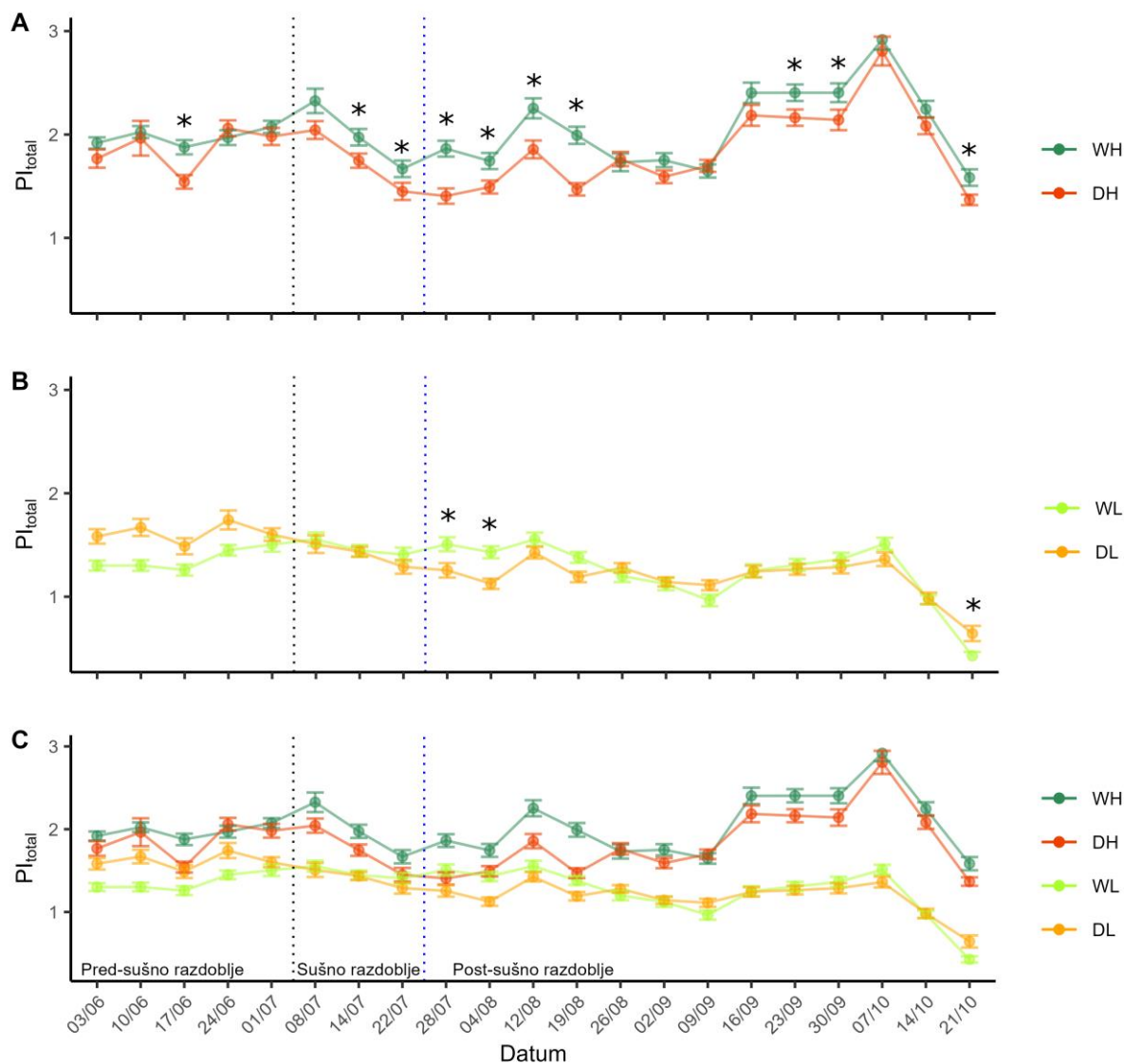
U pred-sušnom razdoblju prosječne vrijednosti maksimalnog kvantnog prinosa fotosustava II (Fv/Fm) u svim tretmanima kretale su se u rasponu od 0,79 do 0,80 (Slika 24C). U sušnom razdoblju vrijednosti Fv/Fm sadnica u DH i DL tretmanu počele su padati, te su nakon dva tjedna suše bile značajno snižene u odnosu na Fv/Fm sadnica u WH i WL tretmanu (Slika 24C). Nakon tri tjedna suše prosječna Fv/Fm vrijednost u DH tretmanu i DL tretmanu iznosila je 0,77 (Slika 24C). Gnojidba nije značajno utjecala na Fv/Fm u sušnom razdoblju (Tablica 8). Nakon ponovnog navodnjavanja Fv/Fm vrijednosti DH i DL sadnica počele su rasti, te su 4. kolovoza oporavile i izjednačile sa WH i WL sadnicama (Slika 24C). Brzina oporavka Fv/Fm nije ovisila o dozi gnojidbe. Nakon oporavka, kao i kod A, došlo je povećanja Fv/Fm kod sadnica izloženih suši. Sadnice u DH tretmanu imale značajno viši Fv/Fm od WH sadnica dva tjedna (Slika 24A), dok su sadnice u DL tretmanu imale značajno viši Fv/Fm od WL sadnica samo tjedan dana (Slika 24B), nakon čega su se vrijednosti izjednačile. U post-sušnom razdoblju sadnice tretiranih visokom dozom gnojiva (WH i DH) imale su više vrijednosti Fv/Fm od sadnica tretiranih niskom dozom gnojiva (WL i DL) (Slika 24C). Faktorijalna ANOVA potvrdila je značajno sniženje Fv/Fm pod utjecajem suše, neovisno o dozi gnojidbe (Tablica 8).



Slika 24. Sezonska dinamika maksimalnog kvantnog prinosa fotosustava II (F_v/F_m) za tretmane visoke gnojidbe (A), tretmane niske gnojidbe (B) i sve tretmane (C) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak sušnog razdoblja, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja i početak post-sušnog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema T- testu, označene su zvjezdicom ($p < 0,05$).

5.5.5. Ukupna fotosintetska učinkovitost

U pred-sušnom razdoblju, indeks ukupne fotosintetske učinkovitosti (PI_{total}) bio je značajno viši kod sadnica s visokom dozom gnojidbe (u WH i DH tretmanu) nego sadnica s niskom dozom gnojidbe (Tablica 9). U sušnom razdoblju, vrijednosti PI_{total} u DH tretmanu bile su značajno snižene u odnosu na PI_{total} u WH tretmanu (Slika 25A). Sadnice u WH i DH tretmanu imale su značajno viši PI_{total} nego sadnice u WL i DL tretmanu u sušnom razdoblju (Tablica 9). Značajna odstupanja PI_{total} sadnica u DL tretmanu od sadnica u WL tretmanu zabilježena su tek nakon ponovnog navodnjavanja (Slika 25B). Oporavak PI_{total} bio je brži kod sadnica u DL tretmanu, odnosno, vrijednosti DL i WL sadnica izjednačile su se nakon tri (Slika 25B), a DH i WH sadnica nakon pet tjedana od ponovnog navodnjavanja (Slika 25A). Sadnice u WH i DH tretmanu imale su općenito viši PI_{total} od sadnica u WL i DL tretmanu u post-sušno razdoblju (Tablica 9). Faktorijalna ANOVA pokazala je značajno sniženje PI_{total} u sušnom razdoblju (Tablica 8). Utjecaj gnojidbe i interakcije suše i gnojidbe također je bio značajan. U sušnom i post-sušnom razdoblju sadnice tretirane visokom dozom gnojidbe (WH i DH) imale su značajno više vrijednosti PI_{total} od sadnica tretiranih niskom dozom gnojidbe (DL i WL) (Tablica 9).



Slika 25. Sezonska dinamika indeksa fotosintetske učinkovitosti (PI_{total}) za tretmane visoke gnojidbe (A), tretmane niske gnojidbe (B) i sve tretmane (C) prikazana kao srednje vrijednosti \pm standardna pogreška. Crna točkasta linija označava početak sušnog razdoblja, a plava točkasta linija vremensku točku ponovnog navodnjavanja i početak post-sušnog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema T- testu, označene su zvjezdicom ($p < 0,05$).

5.6. Utjecaj suše i gnojidbe na rast bukovih sadnica

Rezultati dvofaktorske ANOVA-e (Tablica 10), u kombinaciji s rezultatima deskriptivne statistike i prikazom razlika između sadnica iz različitih skupina navodnjavanja, doze gnojidbe i tretmana otkrivaju utjecaj suše, gnojidbe i njihove interakcije na relativni visinski prirast (i_h) (Slika 26) i relativni debljinski prirast (i_d) (Slika 27) na kraju vegetacijskog razdoblja. Utjecaj gnojidbe, kao i interakcija suše i gnojidbe nisu bili statistički značajni ni za relativni visinski prirast (i_h) ni za relativni debljinski prirast (i_d) (Tablica 10). Utjecaj suše bio je statistički značajan jedino za i_h (Tablica 10).

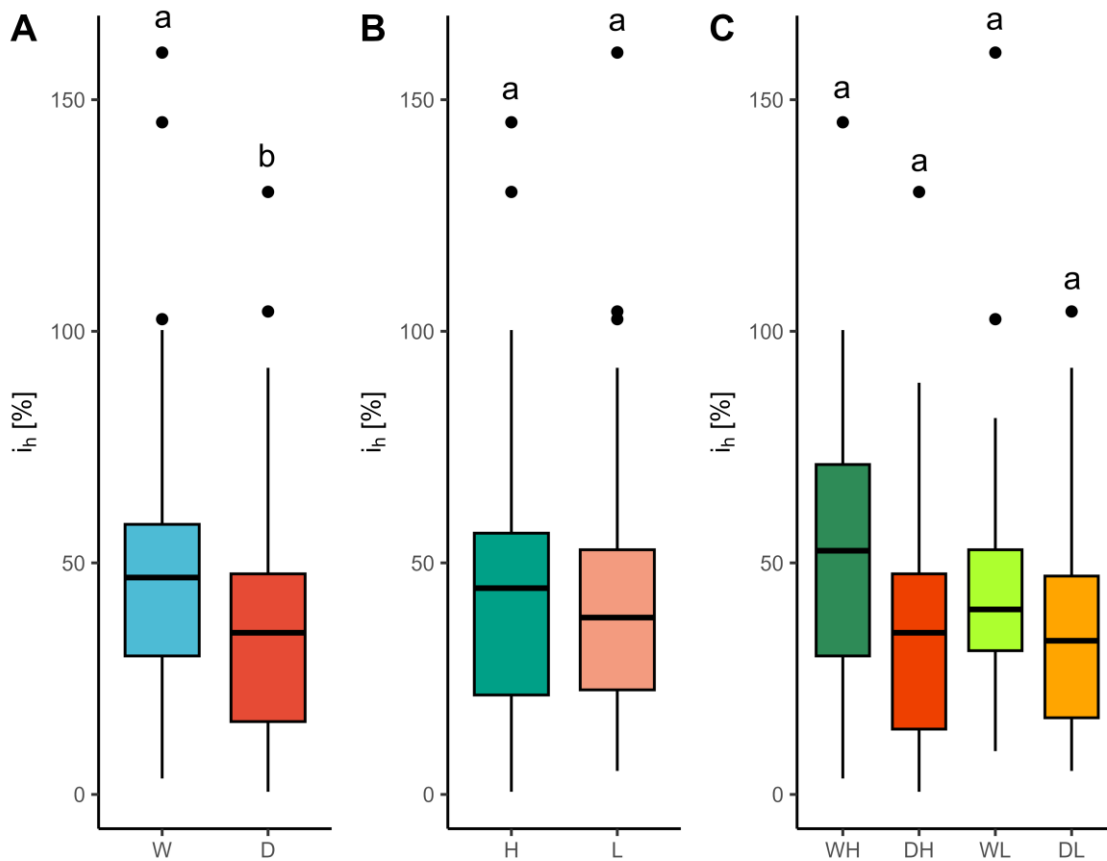
Tablica 10. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na relativni visinski prirast (i_h) i relativni debljinski prirast (i_d) izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e.

	Suša		Gnojidba		Suša x gnojidba	
	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
relativni visinski prirast (i_h)	4,17	0,04	0,18	0,67	0,49	0,49
relativni debljinski prirast (i_d)	0,15	0,70	0,17	0,68	0,52	0,47

Podobljane vrijednosti ukazuju na značajan utjecaj suše, gnojidbe ili njihove interakcije, $p < 0,05$

5.6.1. Visinski prirast

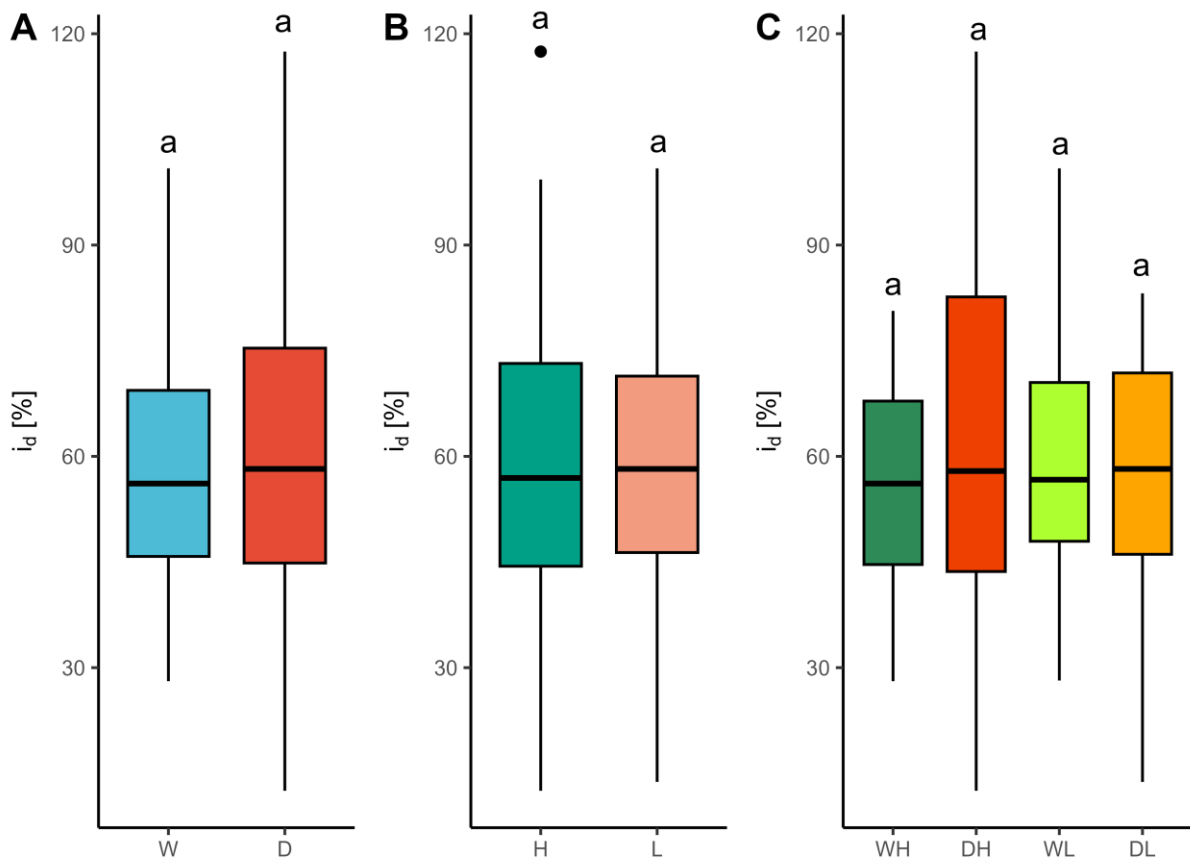
Neredovito navodnjavane sadnice imale su značajno niži relativni visinski prirast (i_h) u usporedbi s redovito navodnjavanim sadnicama (Slika 26A), međutim iako je i_h bio nešto niži kod sadnica u DH i DL tretmanu u odnosu na sadnice u WH i WL tretmanu, između pojedinih tretmana nisu zabilježene značajne razlike (Slika 26C).



Slika 26. Relativni visinski prirast (i_h) pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) na kraju vegetacijskog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a,b,c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika.

5.6.2. Debljinski prirast

Relativni debljinski prirast (i_d) sadnica iz različitih skupina navodnjavanja (Slika 27A), doze gnojidbe (Slika 27B) i tretmana (Slika 27C), nisu se međusobno značajno razlikovali.



Slika 27. Relativni debljinski prirast (i_d) pod utjecajem redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), pod utjecajem visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te pod utjecajem interakcije između navodnjavanja (W, D) i doze gnojiva (H, L) u tretmanima WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) na kraju vegetacijskog razdoblja. Statistički značajne razlike između tretmana, prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a,b,c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika.

5.6.3. Biomasa

Rezultati dvofaktorske ANOVA-e (Tablica 11), zajedno s rezultatima deskriptivne statistike (Tablica 12), prikazuju utjecaj suše, gnojidbe i njihove interakcije na produkciju ukupne biomase, biomase pojedinih organa i alometrijske odnose bukovih sadnica na kraju vegetacijskog razdoblja (Tablica 12).

Suša je negativno utjecala na sve promatrane parametre (Tablica 11), pri čemu su neredovito navodnjavane sadnice imale manju produkciju biomase u odnosu na redovito navodnjavane (Tablica 12). Visoka doza gnojidbe pozitivno je utjecala na produkciju svih organa bukovih sadnica, osim sitnog korijena (FRB), na čiju produkciju gnojidba nije imala značajan utjecaj (Tablica 11).

Tablica 11. Utjecaj suše (neredovito u odnosu na redovito navodnjavanje), gnojidbe (niska u odnosu na visoku dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba) na ukupnu suhu biomasu (TB), biomasu nadzemnog dijela (AGB), lišća (LB), stabljike (SB), podzemnog dijela (BGB), krupnog (CRB) i sitnog (FRB) korijena; omjer podzemnog i nadzemnog dijela (BGB/AGB), krupnog korijena i stabljike (CRB/SB), sitnog korijena i lišća (FRB/LB) izračunat pomoću dvofaktorske ANOVA-e.

Parametar	Suša		Gnojidba		Suša x gnojidba	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
TB	21.11	0.00	10.99	0.00	1.90	0.17
AGB	26.99	0.00	14.00	0.00	2.08	0.15
LB	29.48	0.00	45.70	0.00	7.88	0.01
SB	23.80	0.00	8.87	0.00	1.24	0.27
BGB	9.01	0.00	4.73	0.03	1.13	0.29
CRB	9.01	0.00	4.73	0.03	1.13	0.29
FRB	5.85	0.02	0.19	0.67	2.10	0.15
BGB/AGB	11.88	0.00	4.42	0.04	0.00	0.95
CRB/SB	7.55	0.01	0.40	0.53	0.08	0.78
FRB/LB	8.76	0.00	46.43	0.00	0.03	0.87

Podobljane vrijednosti ukazuju na signifikantan utjecaj suše, gnojidbe ili tretmana, $p < 0,05$

Visoka doza gnojidbe značajno je ublažila negativan utjecaj suše jedino na produkciju biomase lišća (LB) (Tablica 11). Što zaključujemo jer su neredovito navodnjavane sadnice s visokom dozom gnojiva (DH) pokazale su veću produkciju biomase lišća u usporedbi s neredovito navodnjavanim sadnicama s niskom dozom gnojiva (DL) (Tablica 12).

Gnojidba je značajno utjecala na alometrijske odnose, posebno na omjer podzemne i nadzemne biomase (BGB/AGB) te omjer sitnog korijena i lišća (FRB/LB) (Tablica 11). Sadnice tretirane visokom dozom gnojiva imale su manji BGB/AGB i FRB/LB u odnosu na sadnice tretirane niskom dozom (Tablica 12).

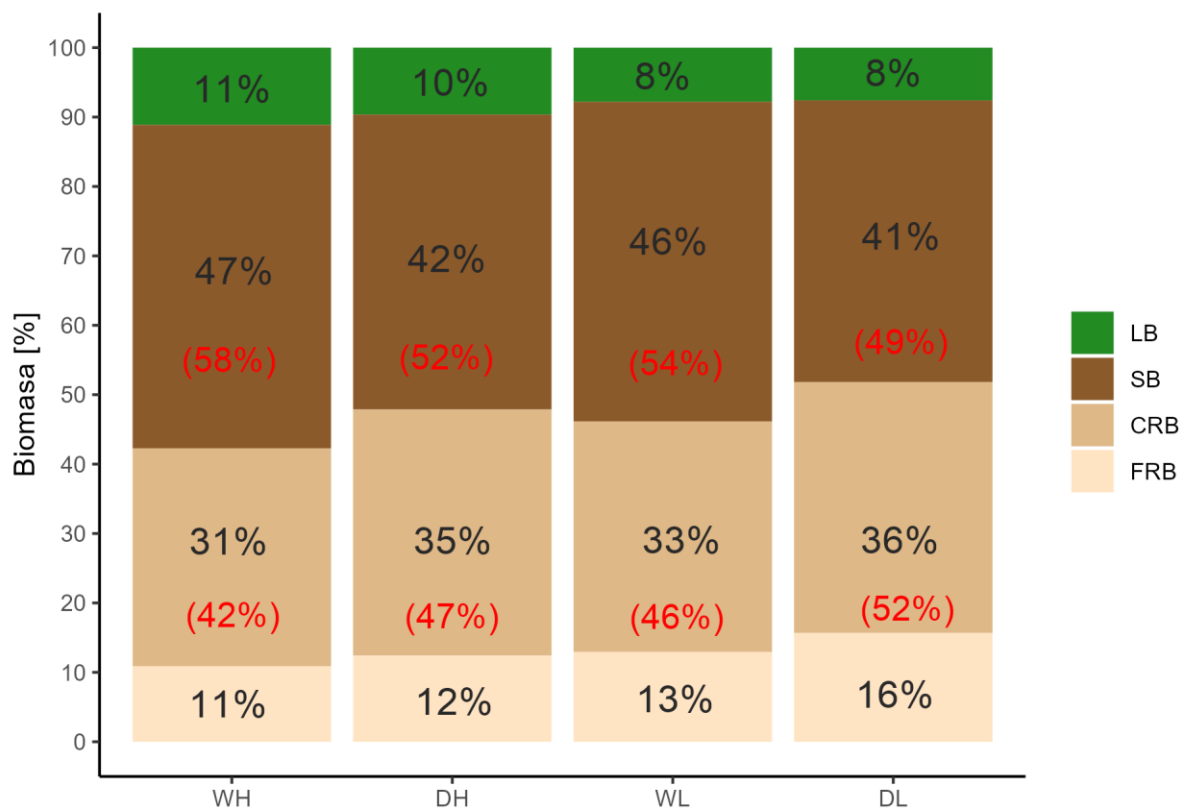
Suša je značajno povećala BGB/AGB, CRB/SB i omjer sitnog korijena i lišća (FRB/LB) (Tablica 11). Sadnice u DH tretmanu imale su manji BGB/AGB i FRB/LB u odnosu na sadnice u DL tretmanu (Tablica 12).

Iako je visoka doza gnojidbe donekle je ublažila negativan utjecaj suše na produkciju biomase, niži omjer BGB/AGB i FRB/LB često se povezuje s povećanom osjetljivošću na sušu. Ovaj rezultat ukazuje na to da su neredovito navodnjavane sadnice tretirane visokom dozom gnojiva više ulagale u produkciju nadzemnih organa, posebno lišća, dok su neredovito navodnjavane sadnice tretirane niskom dozom gnojidbe ulagale više u produkciju podzemnih organa, pogotovo sitnog korijena (Tablica 12).

Tablica 12. Srednje vrijednosti \pm standardna pogreška ukupne suhe biomase (TB), biomase nadzemnog dijela (AGB), lišća (LB), stabljike (SB), podzemnog dijela (BGB), krupnog (CRB) i sitnog (FRB) korijena; omjera podzemnog i nadzemnog dijela (BGB/AGB), krupnog korijena i stabljike (CRB/SB), sitnog korijena i lišća (FRB/LB) pod utjecajem suše (redovito - W u odnosu na neredovito - D navodnjavanje), gnojidbe (visoka - H u odnosu na nisku - L dozu gnojiva) i njihove interakcije (suša x gnojidba); WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju. Rezultati Tukey post-hoc testa označeni su malim slovima (a,b,c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika.

Parametar	Suša		Gnojidba		Suša x gnojidba			
	W	D	H	L	WH	DH	WL	DL
TB	63,85 \pm 3,45 a	46,12 \pm 2,18 b	61,38 \pm 3,20 a	48,58 \pm 2,82 b	72,91 \pm 4,35 a	49,85 \pm 3,39 b	54,79 \pm 4,74 b	42,38 \pm 2,60 b
AGB	35,80 \pm 2,23 a	23,20 \pm 1,34 b	34,03 \pm 2,12 a	24,97 \pm 1,75 b	42,08 \pm 2,94 a	25,99 \pm 2,04 bc	29,51 \pm 2,86 b	20,42 \pm 1,59 c
LB	6,19 \pm 0,44 a	4 \pm 0,24 b	6,46 \pm 0,41 a	3,75 \pm 0,24 b	8,11 \pm 0,57 a	4,81 \pm 0,33 b	4,27 \pm 0,38 bc	3,22 \pm 0,26 c
SB	29,60 \pm 1,89 a	19,19 \pm 1,18 b	27,58 \pm 1,78 a	21,22 \pm 1,58 b	33,97 \pm 2,48 a	21,18 \pm 1,80 bc	25,24 \pm 2,60 b	17,20 \pm 1,45 c
BGB	28,06 \pm 1,37 a	22,91 \pm 1,09 b	27,35 \pm 1,34 a	23,62 \pm 1,19 b	30,83 \pm 1,73 a	23,87 \pm 1,80 b	25,28 \pm 2,00 ab	21,96 \pm 1,24 b
CRB	20,54 \pm 1,16 a	16,49 \pm 0,92 b	20,28 \pm 1,14 a	16,75 \pm 0,97 b	22,89 \pm 1,58 a	17,68 \pm 1,47 ab	18,19 \pm 1,57 ab	15,31 \pm 1,09 b
FRB	7,52 \pm 0,37 a	6,42 \pm 0,27 b	7,07 \pm 0,35 a	6,87 \pm 0,31 a	7,94 \pm 0,51 a	6,19 \pm 0,42 b	7,09 \pm 0,52 ab	6,65 \pm 0,35 ab
BGB/AGB	0,83 \pm 0,00 b	1,08 \pm 0,07 a	0,88 \pm 0,06 b	1,03 \pm 0,04 a	0,76 \pm 0,04 b	1,00 \pm 0,11 b	0,91 \pm 0,04 b	1,15 \pm 0,07 a
CRB/SB	0,74 \pm 0,00 b	0,94 \pm 0,06 a	0,82 \pm 0,06 a	0,86 \pm 0,04 a	0,71 \pm 0,05 b	0,93 \pm 0,11 ab	0,77 \pm 0,04 ab	0,95 \pm 0,07 a
FRB/LB	1,44 \pm 0,11 b	1,82 \pm 0,11 a	1,19 \pm 0,06 b	2,07 \pm 0,12 a	1,01 \pm 0,04 c	1,37 \pm 0,11 c	1,87 \pm 0,18 b	2,27 \pm 0,15 a

Udjeli biomase određenog organa u odnosu na ukupnu biomasu bukovih sadnica (Slika 28) pokazuju kako različiti režimi navodnjavanja i gnojidbe utječu na alokaciju resursa u sadnicama, odnosno na varijacije u raspodjeli biomase među sadnicama u različitim tretmanima. Visoka doza gnojiva povećala je udio biomase lišća, ali smanjila udio sitnog korijena kod sadnica u WH i DH tretmanu u odnosu na sadnice u WL i DL tretmanu. Suša je povećala udio krupnog korijena, ali smanjila udio stabljike kod sadnica u DH i DL tretmanu u odnosu na sadnice u WH i WL tretmanu (Slika 28).



Slika 28. Udio biomase lišća (LB), stabljike (SB), krupnog korijena (CRB) i sitnog korijena (FRB) u ukupnoj biomasu (crni brojevi), te udio nadzemne biomase (crveni brojevi - gore) i podzemne biomase (crveni brojevi - dolje) u ukupnoj biomasu za različite tretmane: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva.

6. RASPRAVA

6.1. Razina sušnog stresa i vrijeme oporavka nakon suše

Tijekom ovog istraživanja sezonska dinamika vodnog statusa istraživanih sadnica pod utjecajem primjenjenih tretmana praćena je na temelju promjene vodnog potencijala lišća. Minimalne vrijednosti Ψ_{pd} koje su neredovito navodnjavane sadnice obične bukve dosegle u sušnom razdoblju u ovom istraživanju (Slika 6) povezane su sa ozbiljnim sušnim stresom (Hacke i Sauter 1995; Arend i dr., 2016). Takve vrijednosti povezane su čak i s početkom embolije kod stabala obične bukve (Walthert i dr., 2021). No, unatoč ozbiljnom nedostatku vode i snažnom stresu koje su doživjele, sadnice su oporavile svoj vodni status već tri dana nakon ponovnog zalijevanja (Slika 6). Takav brz oporavak sugerira da nije došlo do trajnih oštećenja provodnih elemenata uslijed sušnog stresa ili da su ih sadnice uspjele popraviti u vrlo kratkom roku. Prethodna istraživanja pokazala su da sadnice bukve obično povrate vrijednosti Ψ_{pd} u lišću unutar jednog (Pflug i dr., 2018) do nekoliko dana nakon suše (Tognetti i dr., 1995; Arend i dr., 2016), što je potvrdilo i ovo istraživanje. Veća ili manja dostupnost hraniva postignuta gnojidbom može utjecati na anatomske parametre povezane s vodnim statusom biljke te na njihovu otpornost na kavitaciju i emboliju (Gessler i dr., 2016). Kao što je i očekivano, u ovom istraživanju, razina sušnog stresa kao ni brzina oporavka nisu ovisili o dozi gnojidbe (Tablica 2), te se Ψ_{pd} sadnica u DH i DL tretmanu nisu značajno razlikovali (Slika 6).

Između redovito navodnjavanih sadnica u WH i WL tretmanu također nije bilo razlika, a njihove vrijednosti Ψ_{pd} tijekom cijelog istraživanja ukazivale su na dobar vodni status biljaka (Slika 6) (Hacke i Sauter 1995; Walthert i dr., 2021).

6.2. Utjecaj suše i gnojidbe na stanje ishrane bukovih sadnica

Koncentracija dušika u lišću općenito opada tijekom sušnih razdoblja jer suša otežava biljci usvajanje dušika iz tla zbog smanjene dostupnosti vode (Cunningham i dr., 1999; Villar-Salvador i dr., 2015). No, negativan utjecaj suše na koncentracije dušika u lišću obične bukve (Gessler i dr., 2004; Salehi i dr., 2020) nije potvrđen ovim istraživanjem (Tablica 3), što povežujemo s relativno kratkim razdobljem inducirane suše. U istraživanju Kotlarza i dr. (2022) zabilježeno je da su stabla hrasta lužnjaka izložena dugotrajnom sušnom stresu imala niže koncentracije dušika u lišću u usporedbi s onima izloženima kratkoročnoj suši. Slična istraživanja (Peuke i Rennenberg 2004; Čelepirović i dr., 2022) također su pokazala da suša dužine od nekoliko tjedana nije značajno snizila koncentracije N u lišću obične bukve. Izostanak negativnog utjecaja suše na koncentraciju N u lišću povezan je s otpornošću stabala

bukve i njihovim visokim kapacitetom za obranu od oksidativnog stresa (García-Plazaola i Becerril 2000; Rennenberg i dr., 2006).

Suprotno tome, koncentracije fosfora u lišću bile su značajno snižene kod sadnica izloženih suši nakon tri tjedna bez navodnjavanja (Tablica 3). Smanjenje koncentracija fosfora u lišću sadnica obične bukve pod utjecajem suše zabilježeno je i u istraživanju koje su proveli Peuke i dr. (2004). Niže koncentracije u lišću povezane su sa smanjenom apsorpcijom i prijenosom fosfora u biljkama uslijed smanjene pokretljivosti iona fosfora u tlu za vrijeme suše (Nye i dr., 1977). Slične koncentracije fosfora u lišću sadnica u svim tretmanima (Slika 8C) i dobra ishranjenost fosforom ukazuju na to da su obje doze gnojiva doprinijele održavanju zadovoljavajuće dostupnosti fosfornih iona u supstratu i donekle ublažile negativan utjecaj suše.

Snižene koncentracije Mg uslijed suše zabilježene su kod više vrsta biljaka (Penuelas i dr., 2008; Tadayyon i dr., 2018), a ovo istraživanje potvrdilo je negativan utjecaj suše na koncentracije magnezija u lišću bukovih sadnica (Slika 11B). U uvjetima nedostatka vode, magnezij nije fiziološki dostupan, zbog čega biljke ne mogu korijenom apsorbirati dovoljno magnezija potrebnog za normalan rast, što može dovesti do njegovog deficita (Merhaut, 2007). Međutim, u ovom istraživanju utjecaj suše ipak nije doveo do nedostatka magnezija, štoviše sadnice u svim tretmanima ovog istraživanja bile su luksuzno ishranjene Mg u sušnom razdoblju (Slika 11C). Ipak negativan utjecaj suše zabilježen je na sadržaj Mg u lišću na kraju istraživanja što je opisano u podpoglavljju 6.3. Moguće je da su visoke koncentracije Mg u lišću, posljedica vrlo dobre opskrbe magnezijem bez obzira na dozu gnojiva, te kratkotrajne suše koja nije bila dovoljnog intenziteta kako bi smanjila koncentracije Mg u lišću.

U post-sušnom razdoblju negativni učinak suše više nije bio značajan ni za jedan od biogenih makroelemenata u lišću (Tablica 3). Zbog toga možemo reći da su se koncentracije P i Mg tijekom post-sušnog razdoblja oporavile u odnosu na sušno razdoblje kada su bile negativno utjecane sušnim stresom, bez obzira na dozu gnojiva koju su primile (Slika 8C i Slika 11C). Oporavak koncentracija ovih elemenata u lišću mogao bi ukazivati na sposobnost sadnica da apsorbiraju ione fosfora i magnezija iz supstrata koji su postali lakše dostupni uslijed ponovne dostupnosti vode (Gessler i dr., 2016).

Ipak prilikom interpretacije ovog rezultata treba biti oprezan, jer se iz sadržaja fosfora (Slika 13A) i magnezija (Slika 16C) u post sušnom razdoblju vidi i dalje prisutan negativan utjecaj suše, što znači da je izjednačenje koncentracija P i Mg u post sušnom razdoblju

posljedica efekta razrjeđenja zbog veće mase lišća u redovito navodnjavanih sadnica, što je vidljivo i iz mase suhe tvari 100 listova (PRILOG 2).

U ovom pokusu, koncentracije kalija u lišću bukovih sadnica nisu značajno bile utjecane sušom tijekom sušnog i post-sušnog razdoblja (Tablica 3). Ovi rezultati su u skladu s rezultatima Sardans i Peñuelas (2007), koji su također izvijestili da suša nije imala utjecaja na koncentracije kalija u lišću hrasta crnike. Smanjeno usvajanje kalija kod biljaka tijekom suše i sporija difuzija K^+ u tlu doprinose nižim koncentracijama kalija u lišću, što je potvrđeno u prethodnim istraživanjima (Wang i dr., 2013). S druge strane, povećana koncentracija kalijevih iona u lišću biljaka izloženih suši može biti povezana s pojačanom apsorpcijom kalija kao odgovorom na sušni stres (Santos i dr., 2021; Li i dr., 2023). Koncentracije kalija u ovom istraživanju sugeriraju da bukva može zadržati stabilne razine kalija u lišću unatoč sušnim uvjetima.

Koncentracije kalcija u lišću sadnica u sušnom razdoblju u ovom istraživanju također su pokazale značajnu otpornost na sušni stres (Tablica 3). Kalcij se uglavnom usvaja aktivnom zonom korijena, no postoje i mišljenja da je usvajanje kalcija i pasivan proces u meristemskim stanicama, dok je u starijim, vakuoliziranim stanicama aktivan (Vukadinović i Vukadinović, 2011). Biljka usvaja kalcij isključivo u obliku Ca^{2+} iona i prenosi ga u nadzemne dijelove transpiracijskim tokom kroz ksilem (White i Broadley, 2003). Usvajanje kalcija je znatno sporije u usporedbi s drugim elementima, u uvjetima kada je transpiracija ograničena (npr. zbog suše), a kretanje kalcija unutar biljke postaje otežano. Potočić i dr. (2005) zabilježili su negativan utjecaj suše na koncentracije Ca u iglicama obične jele, osobito kod stabala koja su rasla na tlima siromašnim kalcijem, a slabije usvajanje kalcija u sušnim godinama potvrđeno je i kod obične bukve (Ognjenović i dr., 2020). Jonard i dr. (2009) uočili su pozitivan odnos između oborina i koncentracija Ca u lišću bukve, dok Bergmann (1992) navodi kako nedovoljna opskrba vodom tijekom sušnih razdoblja ima negativan učinak na unos Ca. U ovom istraživanju sadnice u svim tretmanima imale su podjednake koncentracije Ca u lišću koje su bile unutar granica normalne ishranjenosti s Ca za običnu bukvu (Slika 10). Općenito u ovom pokusu primjećen je porast koncentracija kalcija u lišću bukovih sadnica kroz vegetacijsku sezonu (Slika 10C). Povećanje koncentracije Ca u lišću tijekom vegetacijske sezone uobičajen je i može se objasniti činjenicom da je kretanje Ca unutar biljke uglavnom jednosmjerno kroz ksilem od korijena do krošnje, odnosno Ca se ne može lako retranslocirati iz starijeg u mlađe lišće ili druge biljne organe (Braun i dr., 2020; Pająk i dr., 2022).

Hipoteza ovog istraživanja da će visoka doza gnojidbe povisiti koncentracije biogenih elemenata u lišću bukovih sadnica, potvrđena je za dušik (Slika 7B), kalij (Slika 9B) i kalcij (Slika 10B). Prema rezultatima ranijih istraživanja visoka u odnosu na nisku dozu gnojiva obično rezultira višim koncentracijama N, K i Ca u lišću raznih vrsta (Jose i dr., 2003; Haase i dr., 2006; Tuna i dr., 2007; Gaj i dr., 2020), a istraživanje Potočića i dr. (2009) pokazalo je da koncentracije N i K u lišću sadnica obične bukve rastu s povećanjem doze kompleksnog gnojiva. Još je zanimljivija usporedba utjecaja gnojidbe između redovito i neredovito navodnjavanih sadnica: sadnice u WH i DH tretmanima zadržale su značajno više koncentracije N u lišću u usporedbi s onima u WL i DL tretmanima u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju (Slika 7C). Poremećen unos N i njegova smanjena koncentracija u tkivima tijekom suše povezani su s ograničenom dostupnošću hraniva u tlu za biljke i njihovom transportu do lišća, zbog smanjene pokretljivosti iona i ograničene mikrobne aktivnosti za vrijeme suše (Kreuzwieser i Gessler, 2010; Cregger i dr., 2014). Stabla uglavnom koriste rezerve dušika za proljetni rast, dok se u ostatku vegetacijske sezone oslanjaju na N kojeg apsorbiraju iz tla putem korijena (Millard i Proe, 1992). Stoga bi naš rezultat mogao ukazivati na to da je visoka doza gnojiva čak i u uvjetima suše povećala dostupnost hraniva u tlu, te posljedično poboljšala njihovu apsorpciju. Da povećana dostupnost hraniva smanjuje ograničenja pri unosu hraniva izazvanih sušom potvrdilo je i istraživanje Schönbeck i dr. (2021). Također, visoka doza gnojiva je tijekom post-sušnoga razdoblja pomogla održati koncentracije N unutar granica normalne ishrane kod sadnica u WH i DH tretmanu, dok su koncentracije N kod sadnica u WL i DL tretmanu tada već pale ispod donje granice normalne ishrane što označava ekstremni deficit (van den Burg, 1985; Mellert i Göttlein, 2012).

Ovo istraživanje potvrđuje pozitivan utjecaj gnojidbe na povećanje koncentracije kalija u lišću sadnica obične bukve u svim razdobljima (Slika 9B), što je u skladu s prethodnim istraživanjima (Ouimet i Moore, 2015 a; Santos i dr., 2021; Li i dr., 2023). Uz to, sadnice u DH tretmanu imale su značajno više koncentracije kalija u lišću u usporedbi s onima u WL i DL tretmanima u sušnom razdoblju (Slika 9C), što ukazuje na stimulirajuću ulogu gnojidbe na povećanje koncentracija kalija pod uvjetima sušnog stresa. Djeluje da suša (barem kod bukve) nema jači utjecaj na usvajanje kalija. U prilog tome, istraživanje Salehi i dr. (2020) koje je pokazalo da stabla bukve koja rastu na suhim staništima imaju višu koncentraciju kalija u lišću u odnosu na bukova stabla koja rastu u vlažnijim područjima.

Koncentracija Mg u lišću u post-sušnom razdoblju bila je značajno utjecana interakcijom suše i gnojidbe (Tablica 3), na način da je redovito navodnjavanje u interakciji s

niskom dozom gnojiva (WL tretman) značajno povisilo koncentraciju Mg u lišću u odnosu na redovito navodnjavanje u interakciji s visokom dozom gnojiva (WH tretman) (Slika 11C). Međutim, budući da sadržaji Mg u lišću nisu značajno različiti između sadnica u WH i WL tretmanu, ovakve koncentracije možemo pripisati efektu razrjeđenja zbog veće mase 100 listova kod sadnica u WH tretmanu (PRILOG 2). Također, magnezij je relativno pokretan unutar biljke, što omogućava biljkama da redistribuiraju Mg u područja s većom potražnjom, posebno tijekom razdoblja stresa ili brzog rasta. Gnojidba može pomoći u održavanju adekvatnih razina Mg u starijem lišću, čime se osigurava dovoljna dostupnost za remobilizaciju (Gransee i Führs, 2013; Wang i dr., 2020 b). Viši sadržaj Mg u stabljici i korijenu sadnica u WH tretmanu u odnosu na sadnice u WL tretmanu sugerira da je na kraju vegetacijskog razdoblja kod tih sadnica došlo do remobilizacije hraniva iz lišća u stabljiku i krupni korijen (Slika 16C).

U ovom istraživanju primijetili smo značajno više koncentracije kalcija u lišću sadnica bukve koje su primile visoku dozu gnojiva, iako primijenjeno gnojivo nije sadržavalo kalcij. Slično tome, Potočić i dr. (2009) utvrdili su povećanje koncentracija kalcija u lišću bukovih sadnica pri višoj dozi gnojiva, što su pripisali općenito boljem statusu ishrane tih sadnica u pokusu. Ovaj rezultat može se također pripisati specifičnom načinu transporta i akumulacije kalcija u biljkama. Kalcij se uglavnom prenosi do lišća putem transpiracijskog toka, pri čemu se najveći dio transporta odvija po apoplastu (Conn i Gilliam, 2010). Kako biljka raste i transpiracija se povećava u uvjetima visoke dostupnosti hraniva, više kalcija se prenosi do lišća, što rezultira njegovim višim koncentracijama. Osim toga, nakon što se kalcij pohrani u vakuolama stanica lišća, rijetko se redistribuira u druge dijelove biljke (White i Broadley, 2003). Ova „jednosmjerna“ akumulacija kalcija u lišću (posebno u starijim tkivima) može objasniti zabilježeni porast njegovih koncentracija kod gnojidbe visokom dozom gnojiva. Povećana opskrba hranivima također može pospješiti rast biljaka, što povećava potražnju za kalcijem u ključnim fiziološkim procesima, poput formiranja staničnih stijenki i funkcije membrana (Lynch i dr., 2012; Marschner, 2012).

6.3. Utjecaj suše i gnojidbe na raspodjelu mineralnih hraniva između vegetativnih organa

Raspodjela hraniva između lišća, stabljike i korijena odražava sposobnost biljaka za apsorpciju, transport i skladištenje hraniva (Chapin, 1980; Lambers i Oliveira, 2019). Također, raspodjela hraniva između pojedinih biljnih organa ključna je kako bi svaki organ dobio dovoljno hraniva za obavljanje svoje specifične funkcije, čime se osigurava normalan razvoj biljke (McDonald i dr., 1996), što je posebno važno u uvjetima ograničene opskrbe mineralnim

hranivima za vrijeme suše (Atkins i dr., 2007; Peuke i dr., 2011). Stanje ishrane stabala usko je povezano sa sušnim stresom, jer je u suhim tlima dostupnost i usvajanje hraniva kroz korijen bitno smanjena (Brunner i dr., 2015).

U skladu s tim, rezultati ovog istraživanja pokazuju da je suša značajno smanjila sadržaj svakog promatranog elementa u barem jednom dijelu biljke (Tablica 4). Sadržaj dušika u lišću i stabljici neredovito navodnjavanih sadnica bio je značajno snižen sušom (Slika 12A), što je u skladu s rezultatima istraživanja Sardansa i dr. (2008) koji su zabilježili niže koncentracije i sadržaje dušika u lišću mediteranskih drvenastih vrsta pod sušnim uvjetima. Slično tome, Peuke i Rennenberg (2011) otkrili su da je suša negativno utjecala na sadržaj dušika u stabljici bukovih sadnica. Sadržaj dušika u krupnom i sitnom korijenu bukovih sadnica nije bio značajno utjecan sušom (Tablica 4), što je u skladu s istraživanjem Leberechta i dr. (2016). Međutim, njihovo istraživanje povezano je s ektomikoriznom zajednicom koja je povećala apsorpciju dušika u suhim uvjetima.

Suprotno tome, Nikolova i dr. (2020) pokazali su da se koncentracija dušika u sitnom korijenu zrelih stabala bukve povećala tijekom ekstremne suše, dosegnuvši vrhunac krajem ljeta.

Zanimljivo je da sadržaj dušika u stabljici sadnica s redovitim navodnjavanjem i niskom dozom gnojiva (WL) nije bio značajno različit od onog kod sadnica s neredovitim navodnjavanjem i niskom dozom gnojiva (DL). Ovo sugerira da su sadnice u DL tretmanu uspjele ublažiti negativne učinke suše na sadržaj dušika u stabljici, vjerojatno usmjeravanjem dušika prema ključnim procesima poput rasta stabljike, što poboljšava transport vode i preživljavanje u uvjetima suše (Villar-Salvador i dr., 2015). Visoka doza gnojidbe povisila je sadržaj dušika u svim organima bukovih sadnica (Slika 12B). Ovakav rezultat u suprotnosti je sa rezultatima sličnih ranije provedenih istraživanja gdje gnojidba dušikom nije imala nikakav utjecaj na raspodjelu dušika kod bukovih sadnica (Bagherzadeh i dr., 2008). Neredovito navodnjavane sadnice tretirane visokom dozom gnojiva imale su viši sadržaj dušika u stabljici, krupnom i sitnom korijenu (Slika 12C), što naglašava da su te sadnice prvenstveno usmjeravale dušik na razvoj stabljike i korijena, ključnih za stabilnost biljke i apsorpciju vode i hraniva.

Sadržaj fosfora pokazao je veću osjetljivost na sušu u odnosu na sadržaj dušika kod bukovih sadnica u ovom istraživanju, što su ranije potvrdili Peuke i Rennenberg (2011). Suša je značajno smanjila sadržaj fosfora u lišću, stabljici i krupnom korijenu sadnica obične bukve (Slika 13A). Ovi rezultati su u skladu s rezultatima Peuke i Rennenberga (2011), koji su pokazali da je simulirana ljetna suša značajno smanjila sadržaj fosfora u svim dijelovima

bukovih sadnica. Smanjeno usvajanje fosfora povezano sa smanjenom pokretljivošću fosforovih iona, što može biti posljedica manje mobilnosti fosfata u supstratu zbog smanjene dostupnosti vode tijekom suše (Sardans i Peñuelas, 2007). Fosfor, koji je ključan za rast korijena i apsorpciju vode, ima ograničenu mobilizaciju iz starijeg lišća i stabljike tijekom sušnih uvjeta (Sardans i Peñuelas, 2007; Achat i dr., 2018).

Rezultati ovog istraživanja jasno pokazuju da gnojidba značajno utječe na sadržaj fosfora u stabljici, krupnom i sitnom korijenu bukve (Tablica 4). Visoka doza gnojiva rezultirala je povećanjem koncentracije fosfora u ovim biljnim organima (Slika 13B), što sugerira da gnojidba promiče njegovu alokaciju u stabljiku i korijen. Primjena fosfornih gnojiva povećava sadržaj fosfora kod sadnica obične bukve i najviše potiče alokaciju fosfora u skladištna tkiva stabljike (Zavišić i Polle, 2018). U našem istraživanju, gnojidba je, neovisno o dozi, ublažila negativan utjecaj suše na sadržaj fosfora u krupnom korijenu (Slika 13C). S obzirom na to da se krupni korijen odumire i stvara se sporije od sitnog korijena, što može značajno doprinijeti dugotrajnijem skladištenju hraniva u njegovim tkivima (Liski i dr., 2014; Fortier i dr., 2015), ovakav odziv može biti od značaja za buduće sušne događaje.

Sadržaj kalija u lišću i stabljici bio je značajno smanjen sušom, dok je u krupnom i sitnom korijenu ostao ne promjenjen (Slika 14A). Ovi rezultati ukazuju na to da suša može negativno utjecati na alokaciju kalija u nadzemnim dijelovima biljke. Suprotno tome, Peuke i Rennenberg, (2011) zabilježili su niži sadržaj K u korijenu, dok je sadržaj K u lišću bukovih sadnica ostao nepromjenjen sušom.

Visoka doza gnojidbe povećala je sadržaj kalija u u lišću, stabljici, krupnom i sitnom korijenu (Slika 14B). Značajno povećanje sadržaja K u lišću, stabljici i korijenu zbog primjene gnojiva bogatog kalijem primjećeno je i kod drugih biljaka (Santos i dr., 2021; Li i dr., 2023). Sadnice u DH tretmanu imale su više K u lišću u odnosu na sadnice u DL tretmanu, što ukazuje da je visoka doza gnojidbe povisila sadržaj kalija u lišću neredovio navodnjavanih bukovih sadnica (Slika 14C).

Značajno smanjenje sadržaja Ca u lišću bukovih sadnica prethodno tretiranih sušom, zabilježeno u ovom istraživanju (Slika 15A), potvrđeno je i ranijim istraživanjima (Sardans i dr., 2008; Peuke i Rennenberg, 2011).

Suša je značajno smanjila sadržaj magnezija u lišću i sitnom korijenu sadnica obične bukve (Slika 15A), a što visoka doza gnojidbe nije ublažila (Slika 15C). Smanjeni sadržaj Mg u sitnom korijenu povezan sa manjom količinom magnezija u površinskom dijelu tla prilikom suše (Schulze et al., 2009). U skladu s našim rezultatima, Peuke i Rennenberg (2011) su izvijestili o

smanjenju Mg u korijenu. Peuke i Rennenberg (2011) zabilježili su smanjen sadržaj Mg u korijenu sadnica bukve izloženih suši. Međutim, utjecaj suše bio je relativno mali, vjerojatno zbog gnojidbe sadnica.

Sadržaji biogenih makroelemenata u korijenu sadnica obične bukve u ovom istraživanju pokazali su veću otpornost na sušu nego sadržaj u lišću ili stabljici, za razliku od rezultata istraživanja Peuke i Rennenberg, (2011) koji su pokazali da se učinak suše na koncentracije mineralnih hraniva smanjuje od korijena prema lišću. Rezultati istraživanja He i dr. (2015) sugeriraju da su biogeni elementi u lišću osjetljiviji na klimatske varijable nego biogeni elementi u stabljici i korijenu. Opskrbljenost korijenovog sustava drveća hranivima povezana je sa sušnim stresom zbog smanjene dostupnosti i unosa hraniva iz suhih tala (Brunner i dr., 2015). Istraživanje koje su proveli Zang i dr. (2021) pokazalo je da smanjene koncentracije biogenih makroelemenata u sitnom korijenu ukazuju na smanjenu dostupnost hraniva pri niskom matričnom potencijalu tla, ali drveće može djelomično nadoknaditi smanjeni unos hraniva procesima njihovog skladištenja i remobilizacije tijekom suše (Rennenberg i dr., 2006). Slično tome, visoka doza gnojidbe u ovom istraživanju povećala je sadržaje svih biogenih elemenata u sitnom korijenu osim kalcija. Općenito dodatak gnojiva povećava sadržaj i dostupnost hraniva u supstratu, što rezultira povećanim sadržajem u korijenu. Na primjer, Zhu i dr. (2021) su uočili da dušična gnojidba povećava sadržaj dušika i fosfora u finom korijenu vrste *Picea schrenkiana*, dok za bukvu ne postoje takvi podaci.

6.4. Utjecaj suše i gnojidbe na fotosintezu bukovih sadnica

Jedan od ciljeva ovog istraživanja bio je utvrditi utjecaj suše na cijelosezonski odziv fotosinteze, uzimajući u obzir fotosintetsku učinkovitost tijekom suše, brzinu oporavka mjerenih parametara nakon popuštanja suše i fotosintetsku aktivnost tijekom post-sušnog perioda, s naglaskom na razlike povezane s gnojidbom. Fotosintetska aktivnost praćena je preko koncentracija fotosintetskih pigmenata (Chl *a*, Chl *b*, Chl *a+b*, Car), izmjene plinova (CO₂ i H₂O) između sadnica i okolne atmosfere (g_s , c_i , A) i fluorescencije klorofila *a* (Fv/Fm, PI_{total}) u pred-sušnom, sušnom i post-sušnom razdoblju.

Koncentracije fotosintetskih pigmenata u lišću sadnica obične bukve u pred-sušnom razdoblju očekivano se nisu razlikovale (Tablica 5), a neredovito navodnjavanje nije imalo značajan utjecaj na koncentracije fotosintetskih pigmenata u lišću u sušnom razdoblju (Tablica 5). Ovo je u suprotnosti s rezultatima drugih istraživanja koja su pokazala da suša može dovesti

do značajnog smanjenja koncentracije klorofila u lišću sadnica obične bukve nakon izloženosti sušnom stresu u trajanju od 32 i 55 dana (Gallé i Feller, 2007, Pšidova 2013) što ukazuje na oksidacijski stres ili fotooksidaciju pigmenata uzrokovanu sušnim stresom (Zhang i Kirkham, 1996). Takvo smanjenje koncentracije klorofila može ograničiti stopu fotosinteze i smanjiti proizvodnju ugljikohidrata (Tariq i dr., 2017), dok nepromijenjena koncentracija fotosintetskih pigmenata upućuje na to da nije došlo do oštećenja fotosintetskog aparata (Gallé i dr., 2007). Moguće je da je sušni stres od 21 dan u ovom istraživanju bio prekratak da bi došlo do značajnog smanjenja koncentracija klorofila u lišću.

Visoka doza gnojiva značajno je povećala koncentracije ukupnog klorofila (Chl $a+b$) u lišću bukovih sadnica u sušnom razdoblju (Tablica 5). Sadnice u WH i DH tretmanu imale su značajno više koncentracije Chl $a+b$ u odnosu na sadnice u WL i DL tretmanu (Slika 19C). Ova povećana koncentracija klorofila može biti povezana s višim koncentracijama dušika u lišću (Slika 7C). Dostupnost dušika direktno utječe na koncentraciju klorofila i posljedično, na fotosintetski kapacitet biljaka budući da je oko 75 % ukupnog dušika u lišću sadržano u kloroplastima. Brojna istraživanja potvrđuju povezanost između sadržaja dušika u lišću i koncentracije klorofila kod različitih vrsta drveća (Percival i dr., 2008; Wu i dr., 2008; Fathi, 2022). Škvorc i dr. (2012) su pokazali da hrastovi na tlu s većom koncentracijom dušika imaju veću koncentraciju klorofila. Slično tome, DaMatta i dr. (2002) su otkrili da nedostatak dušika smanjuje koncentraciju klorofila, što negativno utječe na stopu asimilacije CO₂ (Yang i dr., 2021).

Koncentracije karotenoida (Car) u lišću bukovih sadnica u sušnom razdoblju bile su također značajno više kod sadnica tretiranih visokom dozom gnojidbe (Slika 20B). Sadnice u DH tretmanu imale su značajno više Car u lišću od sadnica u WL i DL tretmanu (Slika 20C), a slične razlike između tretmana kao kod Car primijećene su i kod koncentracija K u lišću u sušnom razdoblju (Slika 9C). Attia i dr. (2022) pokazali su da sadržaj karotenoida u lišću progresivno opada pri niskim koncentracijama K u hranjivom mediju, paralelno sa smanjenjem koncentracije klorofila. Ovi rezultati ukazuju na važnu ulogu K u regulaciji sinteze fotosintetskih pigmenata u listovima. Povezanost K u tlu i sadržaja fotosintetskih pigmenata (klorofila i karotenoida) u lišću potvrđena je i u drugim istraživanjima (Chen i dr. 2016; dos Santos Sarah i dr. 2021; Quian-Ulloa i Stange 2021).

Ovo istraživanje pokazalo je niz fizioloških promjena u lišću bukovih sadnica koje su se postupno razvijale kao odgovor na nedostatak vode uzrokovan induciranom sušom (Tablica 6). Promjene u provodljivosti puči (g_s) (Slika 21), intercelularnoj koncentraciji CO₂ (c_i) (Slika

22) i stope fotosinteze (A) (Slika 23), bile su povezane s vodnim potencijalom lišća (ψ_{pd}) (Slika 6). Paralelno snižavanje ovih parametara kod neredovito navodnjavanih sadnica u sušnom razdoblju (Tablica 7) potvrđeno je i u prethodnim istraživanjima (Gallé i Feller, 2007; Arend i dr., 2016; Pflug i dr., 2018). Pri vrijednosti ψ_{pd} od -0,6 MPa dolazi do smanjenja izmjene plinova kod bukve (Aranda i dr., 2012; Coccozza i dr., 2016). U ovom istraživanju vrijednosti g_s suši izloženih sadnica u DH i DL tretmanu bile su značajno niže nego kod sadnica u WH i WL tretmanu nakon što su vrijednosti ψ_{pd} pale ispod -1.5 MPa, kada je došlo do gotovo potpunog zatvaranja puči (Slika 21C). Zatvaranje puči smanjilo je usvajanje CO_2 , što je dovelo do niže c_i i smanjenja A. Prethodna istraživanja na sadnicama obične bukve pokazala su da je g_s bila glavni razlog pada fotosinteze nakon četiri tjedna inducirane suše (Gallé i Feller, 2007), dok su nestomatalna ograničenja uočena kod eksperimenata sa dužim sušnim razdobljima (Pflug i dr., 2018; Gourlez de la Motte i dr., 2020).

Poznato je da je sposobnost održavanja veće izmjene plinova u uvjetima suše jedna od značajki tolerancije biljaka na sušu (Ni i Pallardy, 1991; Leuschner i dr., 2022). U ovom istraživanju nije zabilježen značajan utjecaj gnojidbe na stomatalnu provodljivost (g_s) tijekom sušnog razdoblja koji bi sugerirao povećanu otpornost na sušu (Tablica 7). Heath i Kerstiens (1997) pokazali su da su sadnice bukve gnojene niskom dozom gnojiva održale provodljivost puči na višoj razini od sadnica gnojjenih visokom dozom mineralnog gnojiva. Takav utjecaj visoke doze gnojiva na g_s Heath i Kerstiens, (1997) pripisali su 25%-tnom smanjenju omjera podzemne i nadzemne biomase. Međutim, u našem istraživanju, iako je gnojidba doista utjecala na omjer biomase (Slika 28), to smanjenje nije bilo dovoljno da bi značajno utjecalo na g_s u uvjetima suše.

Utjecaj gnojidbe tijekom sušnog razdoblja nije bio značajan za stopu fotosinteze u ovom istraživanju (Tablica 6). Ipak, rezultati pokazuju da su sadnice izložene suši koje su tretirane visokom dozom gnojiva (DH tretman) pokazale manji pad stope fotosinteze u usporedbi s redovito navodnjavanim sadnicama u WH tretmanu (Slika 23A), dok je kod sadnica tretiranih niskom dozom gnojiva (DL tretman) pad stope fotosinteze bio izraženiji u odnosu na sadnice u WL tretmanu (Slika 23B). Ovaj rezultat ukazuje na pozitivan učinak gnojidbe na fotosintetsku učinkovitost čak i u uvjetima ograničene dostupnosti vode, što podupire hipotezu ovog istraživanja da će visoka doza gnojidbe rezultirati ublažavanjem negativnog utjecaja suše na fotosintezu bukovih sadnica. Yang i dr. (2022) svojim istraživanjem potvrđuju da mineralna gnojidba značajno poboljšava stopu fotosinteze kod sadnica obične bukve u uvjetima sušnog stresa. Osim toga, Ding i dr. (2018) pokazali su da opskrba dušikom može povećati toleranciju

biljaka na sušu, poboljšavajući efikasnost korištenja CO₂ i povećavajući stopu fotosinteze u stresnim uvjetima. Budući da više od polovice ukupnog dušika u listu čini dio fotosintetskog aparata, dok ostatak indirektno podupire fotosintetske funkcije, dostupnost dušika snažno utječe na fotosintezu, pri čemu se stopa fotosinteze linearno povećava s koncentracijom dušika u listu (Lambers i dr., 2008). Viša koncentracija dušika u lišću (Slika 7C) i manji pad fotosinteze (Slika 23A) kod bukovih sadnica izloženih suši tretiranih visokom dozom gnojidbe primjećen je i u ovom istraživanju.

Tijekom sušnog razdoblja, sadnice tretirane visokom dozom gnojiva (DH tretman) imale su značajno višu koncentraciju kalija u lišću u usporedbi s onima tretiranim niskom dozom gnojiva (DL tretman). Unatoč ovoj razlici u koncentraciji kalija, nije zabilježena statistički značajna promjena u parametrima izmjene plinova između ovih tretmana. Ovi rezultati su u skladu s istraživanjem Bosa i dr. (2014), koje nije pronašlo povezanost između različite doze kalijevog gnojiva i fotosintetske učinkovitosti kod krušaka.

Pad stope fotosinteze kod neredovito navodnjavanih sadnica u sušnom razdoblju pratio je i pad maksimalnog kvantnog prinosa fotosustava II (Fv/Fm) (Slika 24C). Budući da je Fv/Fm omjer varijabilne i maksimalne fluorescencije, smanjenje ove vrijednosti ukazuje na privremeno smanjenje sposobnosti PSII da pretvara apsorbiranu svjetlosnu energiju u kemijsku energiju, što ograničava ukupnu fotosintetsku učinkovitost pod stresnim uvjetima. Minimalne vrijednosti Fv/Fm od $0,76 \pm 0,04$ u DH tretmanu (Slika 24A) i $0,78 \pm 0,03$ u DL tretmanu (Slika 24B) kod sadnica izloženih suši ukazuju na moguća oštećenja u primarnoj fotokemiji PSII. Vrijednosti Fv/Fm niže od 0,80 općenito se smatraju indikatorom fotoinhibicije, odnosno smanjenja učinkovitosti fotosinteze (Maxwell i Johnson, 2000; Jamnická i dr., 2013). Ovi rezultati potvrđuju da je suša uzrokovala stres kod sadnica bukve, što je dovelo do narušavanja integriteta i funkcije PSII. Sušni stres može dovesti do pada Fv/Fm uslijed oštećenja reakcijskih centara fotosustava II (PSII), povećanog nefotokemijskog gašenja ili oštećenja fotosintetskih komponenti, i to se može dogoditi bez značajnih promjena u koncentracijama fotosintetskih pigmenata (Björkman i Demmig, 1987; Sommer i dr., 2023).

Wu i dr. (2018) su utvrdili da bolja gnojidba dušikom i fosforom značajno poboljšava Fv/Fm, dok su Guidi i dr. (1997) zabilježili da su niže vrijednosti Fv/Fm povezane s nedostatkom dušika kod različitih biljnih vrsta. Suprotno tome, istraživanje Živčák i dr. (2014) pokazalo je da nije bilo značajnih razlika u Fv/Fm između biljaka tretiranih različitim dozama dušičnog gnojiva, što sugerira da Fv/Fm možda nije osjetljiv na promjene u razini dušika. U našem istraživanju utjecaj gnojidbe na maksimalni kvantni prinos fotosustava II (Fv/Fm) nije

bio značajan tijekom sušnog razdoblja (Tablica 8). što ukazuje na to da bi F_v/F_m mogao biti manje pouzdan pokazatelj fotosintetske učinkovitosti u uvjetima suše. Umjesto toga, ukupni sadržaj klorofila ili drugi parametri, poput PI_{total} , bolje odražavaju promjene u fotosintetskoj učinkovitosti lišća (Van Heerden i dr., 2003, 2004), što je potvrdilo i ovo istraživanje.

Značajan pad indeksa ukupne fotosintetske učinkovitosti (PI_{total}) u sušnom razdoblju kod neredovito navodnjavnih sadnica u ovom istraživanju (Tablica 9) podudara se s rezultatima Arend i dr. (2016) i Pflug i dr. (2018). Visoka doza gnojidbe ublažila je negativan utjecaj suše na PI_{total} i povisila njegovu vrijednost u sušnom razdoblju (Tablica 9). Sadnice s višom koncentracijom dušika u lišću imale su više PI_{total} vrijednosti u sušnom razdoblju. Ovi nalazi su u skladu s istraživanjem Nikiforou i Manetas (2011), koji su zabilježili pozitivnu korelaciju između dušika u lišću i PI_{total} , naglašavajući važnost dušika za održavanje fotosintetske učinkovitosti. S druge strane, istraživanje Redillas i dr. (2011) ukazuje na to da smanjenje PI_{total} u uvjetima ograničene opskrbe dušikom može biti posljedica smanjenja krajnjih elektronskih akceptora na fotosustavu I (PSI), što dodatno potvrđuje važnost adekvatne opskrbe dušikom za optimalno funkcioniranje fotosintetskih procesa.

U post-sušnom razdoblju značajan utjecaj gnojidbe i dalje je bio prisutan na koncentracije klorofila b (Chl b) i ukupnog klorofila (Chl $a+b$), slično kao i u sušnom razdoblju (Tablica 5). Međutim, u post-sušnom razdoblju zabilježen je i porast koncentracije klorofila a (Chl a) kod sadnica gnojenih visokom dozom (Slika 17B). Ovi rezultati potvrđuju pozitivnu ulogu gnojidbe na koncentraciju klorofila u lišću, što je u skladu s prethodnim istraživanjima koja su također zabilježila slične rezultate (Seletković i dr., 2009; Tariq i dr., 2019). S obzirom na to da suša nije smanjila koncentracije niti jednog fotosintetskog pigmenta u sušnom razdoblju, ne možemo govoriti o oporavku pigmenata, već o njihovoj stabilnosti unatoč stresu uzrokovanom sušom.

Važan, ali još uvijek nedovoljno istražen aspekt otpornosti drveća na sušu je njihova sposobnost da se oporave nakon prestanka suše i obnove punu fiziološku aktivnost (Gallé i Feller, 2007; Arend i dr., 2013 a). U ovom istraživanju svi promatrani parametri fotosintetske učinkovitosti, koji su bili smanjeni zbog sušnog stresa, oporavili su se nakon ponovnog navodnjavanja. Međutim, primijećene su značajne razlike u brzini oporavka tih parametara, što ukazuje na složenost mehanizama koji reguliraju fotosintetske procese. Oporavak provodljivosti puči (g_s) (Slika 21) započeo je odmah nakon što se vodni status sadnica oporavio (Slika 6). Međutim, nakon otvaranja puči, intercelularna koncentracija CO_2 (c_i) se nije odmah oporavila (Slika 22), što sugerira da i nakon suše može doći do sporije difuzije CO_2 unutar biljke

ili sporijeg procesa fotosinteze. Zanimljivo je primijetiti da je provodljivost puči, nakon početnog brzog oporavka ostala nešto niža kod sadnica u DL tretmanu u usporedbi sa sadnicama u WL tretmanu (Slika 21B), što sugerira da djelomično zatvorene puči mogu biti odgovorne za smanjenu c_i kod sadnica gnojnih niskom dozom (Slika 22). Sličan obrazac, s brzim oporavkom provodljivosti puči praćenim nižim vrijednostima g_s , zabilježen je kod sadnica obične bukve u istraživanju Pflug i dr. (2018). Također, smanjena c_i tijekom suše ranije je povezivana isključivo s ograničenjima u provodljivosti puči (Sharkey i Seemann, 1989; Grassi i Magnani, 2005). S obzirom na to da kod sadnica u DH tretmanu nije došlo do značajnih odstupanja u provodljivosti puči u odnosu na sadnice u WH tretmanu nakon ponovnog navodnjavanja, sporiji oporavak c_i kod sadnica gnojnih visokom dozom mogao bi biti posljedica smanjene aktivnosti fotosintetskih enzima, što su u svom istraživanju zabilježili Galle i dr. (2009). Nakon što se c_i sadnica u DH tretmanu potpuno oporavila, uslijedio je i potpuni oporavak stope fotosinteze (Slika 23A), dok je stopa fotosinteze kod sadnica u DL tretmanu ostala niža u odnosu na sadnice u WL tretmanu i tjedan dana nakon oporavka c_i (Slika 23A). Brzi oporavak stope fotosinteze sugerira da je smanjenje stope fotosinteze tijekom suše prvenstveno bilo uzrokovano ograničenjima u izmjeni plinova (Loewenstein i Pallardy, 2002). Nasuprot tome, sporiji oporavak u DL tretmanu može ukazivati na to da su biokemijska ograničenja također igrala značajnu ulogu tijekom sušnog razdoblja (Lovisolo i dr., 2010). Visoka doza gnojiva pozitivno je utjecala na brži oporavak stope fotosinteze (Slika 23C), što se može objasniti boljom opskrbljenošću lišća dušikom (Lambers i Oliveira, 2019; Fathi, 2022). Pozitivne korelacije između sadržaja dušika u lišću i stope fotosinteze zabilježene su kod sadnica različitih šumskih vrsta u uvjetima suše (Brown i dr., 1996; Paquin i dr., 2000; Grassi i dr., 2005), dok je kod sadnica *Pinus palustris*, unatoč povećanju koncentracije dušika u lišću, došlo do povećanja stope fotosinteze samo kada su sadnice bile dobro zalivene (Jose i dr., 2003).

U ovom istraživanju primijećene su razlike u brzini oporavka parametra fluorescencije klorofila *a* u lišću sadnica nakon ponovnog navodnjavanja.

Brži oporavak Fv/Fm u usporedbi s PI_{total} nakon popuštanja suše može biti rezultat nekoliko fizioloških mehanizama. Fv/Fm, koji odražava maksimalnu kvantnu učinkovitost fotosustava II (PSII), prvenstveno je pod utjecajem fotokemijske učinkovitosti kloroplasta, pružajući informacije o proporciji svjetlosti apsorbirane od strane klorofila u PSII i iskorištene u fotokemijskim procesima (Strasser i dr., 2010; Albert i dr., 2011). Ovaj parametar pokazao je malu osjetljivost na sušni stres u brojnim istraživanjima na običnoj bukvi (Arend i dr., 2016; Pflug i dr., 2018). Oporavak vrijednosti Fv/Fm kod neredovito navodnjavanih sadnica tjedan

dana nakon prestanka suše (Slika 24A i B) i izostanak značajnog utjecaja suše u post-sušnom razdoblju (Tablica 9) ukazuju na visok stupanj plastičnosti i sposobnost oporavka PSII kod sadnica bukve, to jest adaptivne mehanizme kojima ova vrsta može ublažiti negativne učinke suše na fotosintetske procese. S druge strane PI_{total} je pokazao odgođenu reakciju na sporiji oporavak kod sadnica izloženih suši u odnosu na F_v/F_m . PI_{total} je parametar koji integrira performanse fotosustava II (PSII) i fotosustava I (PSI) te može pokazivati sporiji oporavak zbog svoje ovisnosti o više čimbenika, uključujući mezofilnu provodljivost i ukupnu biokemijsku sposobnost lista da asimilira CO_2 .

Doza gnojidbe utjecala je na brzinu oporavka PI_{total} nakon ponovnog navodnjavanja. Vrijednosti PI_{total} sadnica u DH tretmanu kasnije su dosegule vrijednosti PI_{total} sadnica u WH tretmanu (Slika 25A), dok su se vrijednosti PI_{total} sadnica u DL i WL tretmanu brže izjednačile (Slika 25B). Iako su se provodljivost puči i stopa fotosinteze tada već oporavile u DH tretmanu, PI_{total} nije pokazivao istovremeni oporavak. Sličan odziv zabilježili su Jia i dr. (2020), koji su primijetili da je oporavak PI_{total} nakon suše kasnio za oporavkom provodljivosti puči, što se pripisuje sporijem oporavku mezofilne provodljivosti. Flexas i dr. (2004) također su pokazali da se provodljivost puči i fotosinteza mogu brzo oporaviti nakon navodnjavanja, dok je oporavak mezofilne provodljivosti kasnio zbog utjecaja strukture lista i biokemijskih procesa. Sporiji oporavak PI_{total} može ukazivati na potrebu za dužim razdobljem oporavka zbog oštećenja nastalih tijekom suše, uključujući obnovu enzima i strukturnih komponenti potrebnih za asimilaciju CO_2 (Chaves i dr., 2009). U post-sušnoj fazi, nakon potpunog oporavka stope fotosinteze, zabilježen je porast stope fotosinteze kod neredovito navodnjavanih sadnica u usporedbi s redovito navodnjavanim sadnicama (Slika 23). Sličan porast stope fotosinteze nakon oporavka koji su prethodno opisali Ouyang i dr. (2021) za hrast kitnjak, a Arend i dr. (2016) te Pflug i dr. (2018) za običnu bukvu, može pomoći biljkama da nadoknade gubitke fotosintetske aktivnosti tijekom suše, a također može produžiti vegetacijsku sezonu i povećati ukupnu produktivnost (Arend i dr., 2016). Postoje naznake da stabla zadržavaju "sjećanje" na sušu u smislu prekomjerne kompenzacije fotosinteze ili odgođene jesenje razgradnje klorofila. Ovo "sjećanje" na sušu može se očitovati u pojačanoj fotosintetskoj aktivnosti ili odgođenom opadanju lišća u jesen, što ukazuje na to da stres ostavlja trag na fiziologiju stabala čak i nakon prestanka sušnog razdoblja. U ovom istraživanju razdoblje povećane A kod DH i DL sadnica trajalo je samo tri tjedna, što je očito bilo dovoljno vremena s obzirom na prethodno kratkotrajnu sušu, pod pretpostavkom da biljke nadoknađuju točno onoliko fotosinteze koliko je propušteno. Mehanizmi koji potiču opaženu kompenzacijsku reakciju fotosinteze nakon suše ostaju spekulativni, ali možemo pretpostaviti da inherentni faktori u lišću igraju određenu ulogu

(Arend i dr., 2016). Naime, list ima karakterističan sezonski vijek trajanja fotosintetske aktivnosti nakon kojeg se fotosintetska aktivnost smanjuje i započinje senescencija čak i kada su uvjeti okoliša još uvijek povoljni (Quirino i dr., 2000; Wilson i dr., 2001; Grassi i Magnani, 2005; Arend i dr., 2013 a). To znači da list ima unaprijed određen obrazac sezonskog starenja i odumiranja, neovisno o trenutnim uvjetima okoliša. Stoga je moguće da je pojačana fotosintetska aktivnost nakon suše zapravo odraz kompenzacijskog mehanizma koji produžuje fotosintetsku aktivnost lista u nepovoljnim uvjetima, kako bi se nadoknadio prethodni gubitak.

6.5. Utjecaj suše i gnojidbe na rast i produkciju biomase bukovih sadnica

Otpornost drveća na sušu često uključuje sposobnost obnove rasta nakon stresnog razdoblja, pri čemu biljke mogu prioritetno alocirati resurse u održavanje ključnih struktura poput visine i promjera vrata korijena, dok produkcija biomase može biti sekundarna (Martínez-Vilalta i dr., 2016; Yang i dr., 2022). U ovom istraživanju, sadnice bukve iz svih tretmana pokazale su sličan visinski (Slika 26C) i debljinski prirast (Slika 27C) na kraju vegetacijskog razdoblja, dok je suša značajno smanjila produkciju biomase sadnica (Tablica 11).

Smanjen rast nakon suše ne znači nužno da je došlo do dugotrajnijih ograničenja rasta, već može biti odraz prilagodbe provodnog sustava, čime se povećava otpornost na sušu (Gessler i dr., 2020). Istraživanja su pokazala da su sporije rastuća stabla manje sklona kavitaciji i smrtnosti od stabala brže rastućih vrsta (Jansen i dr., 2013; Gessler i dr., 2018; Büntgen i dr., 2019). Ova opažanja sugeriraju da bi sporiji rast mogao biti evolucijski odgovor koji omogućava drveću da se bolje prilagodi sušnim uvjetima (Tomasella i dr., 2019).

Negativan učinak suše na biomasu nadzemnih i podzemnih organa, kao i njezin pozitivan učinak na alometrijske odnose rasta i/ili produkcije biomase podzemnih u odnosu na nadzemne organa (Tablica 12), u skladu je s rezultatima prethodnih istraživanja na običnoj bukvi (van Hees, 1996; Rose i dr., 2009; Zang i dr., 2021).

Prema istraživanju Brunner i dr. (2015), takav odziv biljaka na sušu povezan je s optimizacijom usvajanja vode i istovremenim minimiziranjem gubitka vode putem transpiracije. Neredovito navodnjavane sadnice (u DH i DL tretmanu) imale su veći udio podzemne biomase, posebno krupnog korijena, u usporedbi s redovito navodnjavanim sadnicama (u WH i WL tretmanu) (Slika 28). Prethodna istraživanja pokazala su da umjerena suša slična kao što je bila u ovom istraživanju, može potaknuti povećanje biomase sitnog korijenja, što dodatno doprinosi prilagodbi biljaka na uvjete smanjene dostupnosti vode

(Leuschner i dr. 2001; Zang i dr. 2014; Brunner i dr. 2015). Ovi rezultati mogu se objasniti prilagodbom biljaka na sušne uvjete. Naime, mehanizmi preusmjerenja novonastalog asimiliranog ugljika u zalihe, umjesto u rast, te prioritetni transport hraniva i asimilata prema korijenju, igraju ključnu ulogu u oporavku nakon suše (Hagedorn i dr., 2016). Ovu obrambenu strategiju, koja smanjuje kratkoročnu produktivnost kako bi optimizirala dugoročno preživljavanje, dokazali su i Galiano i dr. (2017), koji su pokazali da biljke nakon prestanka suše prioritetno usmjeravaju nove asimilate u skladišne organe, umjesto u rast novih organa. Omjer podzemne i nadzemne biomase smatra se važnom značajkom za toleranciju na buduće suše (Gessler i dr., 2016). Prethodna istraživanja naglašavala su povećanu osjetljivost obične bukve na sušu uslijed gnojidbe, prvenstveno zbog smanjenog omjera podzemnog i nadzemnog dijela biljaka (Dziedek i dr., 2016; Yang i dr., 2022). Međutim, provedeno istraživanje pokazuje suprotno, sugerirajući da gnojidba može imati pozitivan učinak na prilagodbu biljaka na sušne uvjete.

Neredovito navodnjavane sadnice tretirane s niskom dozom gnojidbe imale su značajno viši BGB/AGB i FRB/LB u odnosu na sadnice u svim drugim tretmanima (Tablica 12), što sugerira da bi niska doza gnojidbe mogla imati pozitivan utjecaj na otpornost na sušu. U ovom istraživanju, visoka doza gnojidbe značajno je potaknula produkciju biomase lišća kod bukovih sadnica, neovisno o režimu navodnjavanja (Tablica 11). Ova povećana produkcija biomase lišća mogla bi biti povezana s višim koncentracijama dušika (Slika 7C) i kalija u lišću (Slika 9C). Prethodna istraživanja pokazala su da gnojidba dušikom dovodi do povećanja nadzemne biomase, što rezultira višim omjerom nadzemne i podzemne biomase (Thomas i Hilker, 2000; Meyer-Grünefeldt i dr., 2015). U šumskim ekosustavima, dostupnost kalija povezana je s produktivnošću, pri čemu istraživanja pokazuju da veće koncentracije kalija mogu povećati biomasu lišća i ukupni rast stabala (Cornut i dr., 2023). Nadalje, primjena kalijevih gnojiva pokazala se učinkovitom u poboljšanju akumulacije biomase kod različitih biljaka (Okba i dr., 2021; Manu i dr., 2022; Márquez-Prieto i dr., 2022). Stoga je hipoteza ovog istraživanja da će visoka doza gnojiva povisiti koncentracije i ublažati negativan utjecaj suše na rast bukovih sadnica potvrđena, ali jedino za produkciju biomase lišća.

Međutim, povećanje biomase lišća uslijed gnojidbe dušikom (Högberg i dr., 1993) može također rezultirati većom potrošnjom vode, čime se povećava osjetljivost biljaka na sušni stres (Nilsen, 1995; Meyer-Grünefeldt i dr., 2015). U ovom istraživanju osim nešto niže stope fotosinteze u sušnom razdoblju, nije zabilježena povećana osjetljivost na sušu povezana s boljom opskrbljenosti lišća dušikom.

7. ZAKLJUČCI

Na temelju postavljenih hipoteza i ciljeva, kao i rezultata istraživanja utjecaja suše, gnojidbe i njihove interakcije na stanje ishrane (promatrane kroz koncentraciju biogenih makroelemenata u lišću i sadržaje biogenih makroelemenata u lišću, stabljici i korijenju), fotosintezu i rast bukovih sadnica, možemo donijeti sljedeće zaključke:

1. Tijekom sušnog razdoblja, suša je negativno utjecala na koncentraciju fosfora i magnezija u lišću bukovih sadnica, dok je visoka doza gnojiva pozitivno utjecala na koncentraciju dušika i kalija. Interakcija suše i gnojidbe nije imala značajan utjecaj na koncentraciju biogenih elemenata u lišću, što znači da tijekom sušnog razdoblja visoka doza gnojiva nije ublažila niti je niska doza gnojiva dodatno naglasila negativan utjecaj suše na koncentracije biogenih elemenata u lišću bukovih sadnica.

2. Tijekom post-sušnog razdoblja, suša nije značajno utjecala na koncentracije promatranih biogenih elemenata u lišću, dok je visoka doza gnojiva značajno povećala koncentracije dušika, kalija i kalcija u lišću bukovih sadnica. Značajan utjecaj interakcije suše i gnojidbe tijekom post-sušnog razdoblja ukazuje da je visoka doza gnojiva rezultirala značajnim smanjenjem koncentracija magnezija u lišću redovito navodnjavanih sadnica, što nije primjećeno kod neredovito navodnjavanih sadnica.

3. Suša je značajno smanjila sadržaj svih biogenih elemenata u lišću i stabljici. Izuzetak je sadržaj magnezija u stabljici, koji je bio podjednak kod redovito i neredovito navodnjavanih sadnica. Na sadržaje biogenih elemenata u korijenju suša nije imala tako negativan utjecaj, koji se značajno odrazio samo na fosfor i kalcij u krupnom i magnezij u sitnom korijenju. Visoka doza gnojiva pozitivno je utjecala na sadržaj većine elemenata u stabljici, krupnom i sitnom korijenju, s izuzetkom kalcija u sitnom korijenju, koji je bio podjednak pri visokoj i niskoj dozi gnojiva. Visoka doza gnojiva značajno je povećala sadržaj dušika i kalija u lišću, dok su sadržaji fosfora, kalcija i magnezija bili podjednaki pri obje doze gnojidbe. Značajan utjecaj interakcije suše i gnojidbe na sadržaje dušika i kalija u lišću pokazuje da se njihovi sadržaji u lišću smanjuju pri niskoj dozi gnojiva neovisno o redovitom navodnjavanju, dok visoka doza gnojiva povećava sadržaj kalija u lišću bez obzira na neredovito navodnjavanje.

4. Tijekom sušnog razdoblja, suša nije značajno snizila koncentracije fotosintetskih pigmenta, dok je visoka doza gnojiva značajno povećala koncentracije klorofila *b*, ukupnih klorofila i karotenoida. Interakcija suše i gnojidbe pokazala je da visoka doza gnojiva rezultira nešto višim koncentracijama ukupnih klorofila i karotenoida u neredovito navodnjavanim sadnicama u usporedbi s redovito navodnjavanim sadnicama.

5. Tijekom post-sušnog razdoblja, ni suša ni interakcija suše i gnojidbe nisu imale značajan utjecaj na koncentracije fotosintetskih pigmenata, dok je visoka doza gnojiva značajno povećala koncentracije klorofila *a*, klorofila *b* i ukupnih klorofila.
6. Tijekom sušnog razdoblja, suša je imala značajan negativan utjecaj na stopu asimilacije CO₂ bukovih sadnica, dok gnojidba nije imala značajan utjecaj na njihovu stopu asimilacije CO₂. Ipak, visoka doza gnojidbe ublažila je pad asimilacije CO₂ kod neredovito navodnjavanih sadnica u odnosu na redovito navodnjavane sadnice.
7. Tijekom post-sušnog razdoblja, prethodno inducirana suša i dalje je imala negativan, a visoka doza gnojiva pozitivan utjecaj na stopu asimilacije CO₂ bukovih sadnica. Stopa asimilacije CO₂ kod bukovih sadnica gnojenih s visokom u odnosu na nisku dozu gnojiva bila značajno viša, neovisno o navodnjavanju. Prema tome, visoka doza gnojiva tijekom post-sušnog razdoblja dodatno je stimulirala stopu asimilacije CO₂ kod sadnica koje su prethodno bile izložene suši, odnosno kod neredovito navodnjavanih sadnica.
8. Tijekom sušnog razdoblja, suša je imala značajan negativan utjecaj na ukupnu fotosintetsku učinkovitost bukovih sadnica, dok je visoka doza gnojiva pokazala značajan pozitivan utjecaj na ukupnu fotosintetsku učinkovitost bukovih sadnica. Unatoč izostanku značajnog utjecaja interakcije suše i gnojidbe na ukupnu fotosintetsku učinkovitost bukovih sadnica gnojenih s visokom u odnosu na nisku dozu gnojiva bila značajno viša bez obzira na navodnjavanje. Prema tome, čini se da je visoka doza gnojiva do određene mjere ublažila negativan utjecaj suše na ukupnu fotosintetsku učinkovitost neredovito navodnjavanih bukovih sadnica tijekom sušnog razdoblja.
9. Tijekom post-sušnog razdoblja, prethodno inducirana suša i dalje je imala negativan, a visoka doza gnojiva pozitivan utjecaj na ukupnu fotosintetsku učinkovitost. Značajan utjecaj interakcije suše i gnojidbe otkriva da je ukupna fotosintetska učinkovitost kod bukovih sadnica gnojenih s visokom u odnosu na nisku dozu gnojiva bila značajno viša, kako pod utjecajem redovitog tako i pod utjecajem neredovitog navodnjavanja. Prema tome, visoka doza gnojiva tijekom post-sušnog razdoblja imala je pozitivan utjecaj na ukupnu fotosintetsku učinkovitost sadnica koje su prethodno bile izložene suši, odnosno kod neredovito navodnjavanih sadnica.
10. Visinski prirast bio je negativno utjecan samo sušom, dok gnojidba i interakcija suše i gnojidbe nisu imale značajan utjecaj. Debljinski prirast nije bio značajno utjecan ni sušom ni gnojidbom kao ni njihovom interakcijom. Prema tome, visoka doza gnojiva nije ublažila niti je niska doza gnojiva dodatno naglasila negativan utjecaj suše na visinski i/ili debljinski prirast bukovih sadnica.

11. Suša je značajno smanjila produkciju biomase, dok je visoka doza gnojiva značajno povećala produkciju biomase. Izuzetak je biomasa sitnog korijena čija produkcija je bila podjednaka pod utjecajem visoke i niske doze gnojiva. Značajan utjecaj interakcije suše i gnojidbe na biomasu lišća pokazuje da je visoka doza gnojidbe pomogla ublažiti negativan utjecaj suše na produkciju biomase lišća.

12. Alometrijski odnosi produkcije biomase podzemnih i nadzemnih organa bili su značajno utjecani sušom i gnojidbom. Neredovito navodnjavane sadnice uložile su veći dio ukupne biomase u podzemne organe, dok su redovito navodnjavane sadnice više biomase uložile u nadzemne organe. Slično tome, sadnice gnojene nižom dozom gnojiva uložile su više biomase u podzemne nego u nadzemne organe u usporedbi sa sadnicama gnojenim višom dozom. Najveća alokacija biomase u podzemne organe na račun nadzemnih zabilježena je kod neredovito navodnjavanih sadnica gnojenih nižom dozom gnojiva.

U kombinaciji s induciranom sušom, visoka doza gnojiva imala je pozitivan učinak na više fizioloških i morfoloških varijabli bukovih sadnica tijekom sušnog i post-sušnog razdoblja. Povećane koncentracije dušika i kalija u lišću, kao i ukupnih klorofila, bile su značajno više kod sadnica tretiranih visokom dozom gnojiva u usporedbi s onima tretiranim niskom dozom. Iako visoka doza gnojiva nije u potpunosti eliminirala negativne učinke suše na parametre poput provodljivosti puči (g_s), intercelularne koncentracije CO_2 (c_i) i stope asimilacije CO_2 (A), doprinijela je bržem oporavku nakon završetka suše, što je rezultiralo većom fotosintetskom učinkovitošću (F_v/F_m i PI_{total}) u post-sušnom razdoblju. Osim toga, visoka doza gnojiva povećala je sadržaje kalija u lišću, dušika u stabljici i fosfora stabljici i krupnom korijenu sadnica izloženih suši, dok su sadnice tretirane niskom dozom gnojiva imale manje sadržaje tih elemenata. Iako je visoka doza gnojidbe pridonijela većoj lisnoj biomasu, alokacija biomase pokazala je smanjenje omjera podzemne i nadzemne biomase (BGB/AGB) te omjera fine korijenske biomase prema lisnoj biomasu (FRB/LB), što ukazuje na različite prioritete u rastu u uvjetima suše u usporedbi s nižom dozom gnojiva.

Znanja stečena ovim istraživanjem mogu poslužiti za razvijanje strategija gospodarenja šumama kojima bi se ublažio negativan utjecaj suše na šumske ekosustave, pogotovo u kontekstu pomlađivanja šuma. Ovo istraživanje može doprinijeti i optimizaciji gnojidbenih praksi u rasadničkoj proizvodnji, čime se osigurava poboljšani rast i razvoj sadnica nakon presadnje na sušna staništa čija su tla siromašna hranivima. Rezultati ovog istraživanja također pružaju osnovu za buduća istraživanja utjecaja suše na različite vrste šumskog drveća, što bi

trebalo doprinijeti boljem razumijevanju međusobnih interakcija šumskog drveća i njegova staništa u kontekstu sveprisutnih klimatskih promjena.

8. LITERATURA

- Achat, D. L., Pousse, N., Nicolas, M., Augusto, L. (2018). Nutrient remobilization in tree foliage as affected by soil nutrients and leaf life span. *Ecological Monographs*, 88(3), 408–428.
- Albert, K. R., Mikkelsen, T. N., Michelsen, A., Ro-Poulsen, H., van der Linden, L. (2011). Interactive effects of drought, elevated CO₂ and warming on photosynthetic capacity and photosystem performance in temperate heath plants. *Journal of Plant Physiology*, 168(13), 1550–1561.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J. H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660–684.
- Amtmann, A., Blatt, M. R. (2009). Regulation of macronutrient transport. *New Phytologist*, 181(1), 35–52.
- Aranda, I., Robson, T. M., Cano, F. J., Alte, L. (2012). Stomatal and non-stomatal limitations on leaf carbon assimilation in beech (*Fagus sylvatica*). *Forest Systems*, 21(3), 405–417.
- Archambeau, J., Ruiz-Benito, P., Ratcliffe, S., Fréjaville, T., Changenet, A., Muñoz Castañeda, J. M., Lehtonen, A., Dahlgren, J., Zavala, M. A., Benito Garzón, M. (2020). Similar patterns of background mortality across Europe are mostly driven by drought in European beech and a combination of drought and competition in Scots pine. *Agricultural and Forest Meteorology*, 280, 107772.
- Arend, M., Brem, A., Kuster, T. M., Günthardt-Goerg, M. S. (2013a). Seasonal photosynthetic responses of European oaks to drought and elevated daytime temperature. *Plant Biology*, 15(1), 169–176.
- Arend, M., Brem, A., Kuster, T., Günthardt-Goerg, M. S. (2013b). Seasonal pattern of photosynthetic responses to drought and air warming in *Quercus robur*, *Q. petraea*, and *Q. pubescens*. *Plant Biology*, 15(1), 169–176.
- Arend, M., Link, R. M., Zahnd, C., Hoch, G., Schuldt, B., Kahmen, A. (2022). Lack of hydraulic recovery as a cause of post-drought foliage reduction and canopy decline in European beech. *New Phytologist*, 234(4), 1195–1205.

- Arend, M., Sever, K., Pflug, E., Gessler, A., Schaub, M. (2016). Seasonal photosynthetic response of European beech to severe summer drought: Limitation, recovery and post-drought stimulation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 220, 83–89.
- Atkins, C. A., Smith, P. M. C. (2007). Translocation in legumes: Assimilates, nutrients, and signaling molecules. *Plant Physiology*, 144(2), 550–561.
- Attia, H., Rebah, F., Ouhibi, C., Saleh, M. A., Althobaiti, A. T., Alamer, K. H., Ben Nasri, M., Lachaâl, M. (2022). Effect of potassium deficiency on physiological responses and anatomical structure of basil (*Ocimum basilicum* L.). *Biology*, 11(8), Article 1127.
- Au, J., Bloom, A. A., Parazoo, N. C., Deans, R. M., Wong, C. Y. S., Houlton, B. Z., Magney, T. S. (2023). Forest productivity recovery or collapse? Model-data integration insights on drought-induced tipping points. *Global Change Biology*, 29(15), 5652–5665.
- Babst, F., Bouriaud, O., Poulter, B., Trouet, V., Girardin, M. P., Frank, D. C. (2019). Twentieth-century redistribution in climatic drivers of global tree growth. *Science Advances*, 5(1), eaat4313.
- Backes, K., Leuschner, C. (2000). Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(3), 335–346.
- Bagherzadeh, A., Brumme, R., Beese, F. (2008). Biomass and nutrient allocation in pot-cultured beech seedlings: Influence of nitrogen fertilizer. *Journal of Forestry Research*, 19(4), 263–270.
- Banks, J. M. (2018). Chlorophyll fluorescence as a tool to identify drought stress in *Acer* genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, 155, 118–127.
- BassiriRad, H., Prior, S. A., Norby, R. J., Rogers, H. H. (1999). A field method of determining NH_4^+ and NO_3^- uptake kinetics in intact roots: Effects of CO_2 enrichment on trees and crop species. *Plant and Soil*, 217(1), 195–204.
- Batool, T., Ali, S., Seleiman, M. F., Naveed, N. H., Ali, A., Ahmed, K., Abid, M., Rizwan, M., Shahid, M. R., Alotaibi, M. (2020). Plant growth-promoting rhizobacteria alleviate drought stress in potato by suppressing oxidative stress and enhancing antioxidant enzyme activities. *Scientific Reports*, 10, Article 16975.
- Battie-Laclau, P., Delgado-Rojas, J. S., Christina, M., Nouvellon, Y., Bouillet, J. P., de Cassia Piccolo, M., Moreira, M. Z., de Moraes Goncalves, J. L., Roupsard, O., Laclau, J. P. (2016). Potassium fertilization increases water-use efficiency for stem biomass production without affecting intrinsic water-use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. *Forest Ecology and Management*, 364, 77–89.

- Battie-Laclau, P., Laclau, J., Domec, J., Christina, M., Bouillet, J., de Cassia Piccolo, M., de Moraes Goncalves, J. L., Moreira, R. M., Krusche, A. V., Bouvet, J. (2014). Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *New Phytologist*, 203(2), 401–413.
- Bederedse, F., Kroon, H., Braakhekke, W. G. (2007). Use and loss of nutrients. In *Functional Plant Ecology* (pp. 259–283).
- Bergmann, W. (1992). *Nutritional Disorders of Plants: Development, Visual and Analytical Diagnosis*. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York.
- Bigler, C., Vitasse, Y. (2021). Premature leaf discoloration of European deciduous trees is caused by drought and heat in late spring and cold spells in early fall. *Agricultural and Forest Meteorology*, 307, Article 108492.
- Björkman, O., Demmig, B. (1987). Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170(4), 489–504.
- Bloom, A. J., Chapin III, F. S., Mooney, H. A. (1985). Resource limitation in plants—an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363–392.
- BMEL - Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft. (2021). *Waldbericht der Bundesregierung 2021*. BMEL.
- Bolte, A., Czajkowski, T., Kompa, T. (2007). The north-eastern distribution range of European beech—a review. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 80(4), 413–429.
- Bolte, A., Czajkowski, T., Coccozza, C., Tognetti, R., De Miguel, M., Pšidová, E., Ditmarová, L., Dinca, L., Delzon, S., Cochard, H., Ræbild, A., De Luis, M., Cvjetkovic, B., Heiri, C., Müller, J. (2016). Desiccation and mortality dynamics in seedlings of different European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations under extreme drought conditions. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1–12.
- Bosa, K., Jadczyk-Tobjasz, E., Kalaji, M. H., Majewska, M., Allakhverdiev, S. I. (2014). Evaluating the effect of rootstocks and potassium level on photosynthetic productivity and yield of pear trees. *Russian Journal of Plant Physiology*, 61(2), 231–237.
- Braun, S., Schindler, C., Rihm, B. (2020). Foliar nutrient concentrations of European beech in Switzerland: Relations with nitrogen deposition, ozone, climate and soil chemistry. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 1–15.

- Brown, K. R., Thompson, W. A., Camm, E. L., Guy, R. D., Hawkins, B. J. (1996). Effects of N addition rates on the productivity of *Picea sitchensis*, *Thuja plicata*, and *Tsuga heterophylla* seedlings. *Trees*, 10(3), 198–205.
- Brunet, J., Fritz, Ö., Richnau, G. (2010). Biodiversity in European beech forests—A review with recommendations for sustainable forest management. *Ecological Bulletins*, 53, 77–94.
- Brunner, I., Herzog, C., Dawes, M. A., Arend, M., Sperisen, C. (2015). How tree roots respond to drought. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1–16.
- Büntgen, U., Urban, O., Krusic, P. J., Rybníček, M., Kolář, T., Kyncl, T., Ač, A., Koňasová, E., Čáslavský, J., Esper, J., Wagner, S., Saurer, M., Tegel, W., Dobrovolný, P., Cherubini, P., Reinig, F., Trnka, M. (2021). Recent European drought extremes beyond Common Era background variability. *Nature Geoscience*, 14(3), 190–196.
- Bussotti, F., Gerosa, G., Digrado, A., Pollastrini, M. (2020). Selection of chlorophyll fluorescence parameters as indicators of photosynthetic efficiency in large-scale plant ecological studies. *Ecological Indicators*, 108, 105686.
- Camarero, J. J., Gazol, A., Sangüesa-Barreda, G., Cantero, A., Sánchez-Salguero, R., Sánchez-Miranda, A., Granda, E., Serra-Maluquer, X., Ibáñez, R. (2018). Forest growth responses to drought at short- and long-term scales in Spain: Squeezing the stress memory from tree rings. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 329909.
- Chapin, F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233–260.
- Chaves, M. M., Flexas, J., Pinheiro, C. (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103(4), 551–560.
- Chen, D., Cao, B., Qi, L., Yin, L., Wang, S., Deng, X. (2016). Silicon-moderated K-deficiency-induced leaf chlorosis by decreasing putrescine accumulation in sorghum. *Annals of Botany*, 118(2), 305–315.
- Choat, B., Brodribb, T. J., Brodersen, C. R., Duursma, R. A., López, R., Medlyn, B. E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558(7711), 531–539.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S. J., Feild, T. S., Gleason, S. M., Hacke, U. G. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), 752–755.
- Christina, M., Le Maire, G., Battie-Laclau, P., Nouvellon, Y., Bouillet, J., Jourdan, C., de Moraes Gonçalves, J. L., Laclau, J. (2015). Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light-use

- efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. *Global Change Biology*, 21(5), 2022–2039.
- Chuste, P. A., Maillard, P., Bréda, N., Levillain, J., Thirion, E., Wortemann, R., Massonnet, C. (2020). Sacrificing growth and maintaining a dynamic carbohydrate storage are key processes for promoting beech survival under prolonged drought conditions. *Trees - Structure and Function*, 34(2), 381–394.
- Cochard, H., Forestier, S., Améglio, T. (2001). A new validation of the Scholander pressure chamber technique based on stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany*, 52(358), 1361–1365.
- Cocozza, C., De Miguel, M., Pšidová, E., Ditmarová, L., Marino, S., Maiuro, L., Alvino, A., Czajkowski, T., Bolte, A., Tognetti, R. (2016). Variation in ecophysiological traits and drought tolerance of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from different populations. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1–14.
- Comas, L. H., Becker, S. R., Cruz, V. M. V., Byrne, P. F., Dierig, D. A. (2013). Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 4, 442.
- Conn, S., Gilliam, M. (2010). Comparative physiology of elemental distributions in plants. *Annals of Botany*, 105(6), 1081–1102.
- Corcobado, T., Cech, T. L., Brandstetter, M., Daxer, A., Hüttler, C., Kudláček, T., Jung, M. H., Jung, T. (2020). Decline of European beech in Austria: Involvement of *Phytophthora* spp. and contributing biotic and abiotic factors. *Forests*, 11(8), 895.
- Cornut, I., Delpierre, N., Laclau, J. P., Guillemot, J., Nouvellon, Y., Campoe, O., Stape, J. L., Santos, V. F., le Maire, G. (2023). Potassium limitation of forest productivity – Part 1: A mechanistic model simulating the effects of potassium availability on canopy carbon and water fluxes in tropical eucalypt stands. *Biogeosciences*, 20(13), 3093–3117.
- Cregger, M. A., McDowell, N. G., Pangle, R. E., Pockman, W. T., Classen, A. T. (2014). The impact of precipitation change on nitrogen cycling in a semi-arid ecosystem. *Functional Ecology*, 28(6), 1534–1544.
- Crisp, P. A., Ganguly, D., Eichten, S. R., Borevitz, J. O., Pogson, B. J. (2016). Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Science Advances*, 2(5), e1501340.
- Cunningham, S. A., Summerhayes, B., Westoby, M. (1999). Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 69(4), 569–588.

- Ćelepirović, N., Bogunović, S., Dounavi, A., Netzer, F., Eiblmeier, M., Dannenmann, M., Rehschuh, S., Rennenberg, H., Ivanković, M. (2022). Phosphorus nutrition and water relations of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings are determined by plant origin. *Forests*, 13(11), 1683
- DaMatta, F. M., Loos, R. A., Silva, E. A., Loureiro, M. E. (2002). Limitations to photosynthesis in *Coffea canephora* as a result of nitrogen and water availability. *Journal of Plant Physiology*, 159(9), 975–981.
- da Silva, E. C., Nogueira, R. J. M. C., da Silva, M. A., i de Albuquerque, M. B. (2011). Drought stress and plant nutrition. *Plant Stress*, 5(1), 32–41.
- Darychuk, N., Hawkins, B. J., Stoehr, M. (2012). Trade-offs between growth and cold and drought hardiness in subarctic Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(8), 1530–1541.
- De Vries, W., Reinds, G. J., van Keerkvoorde, M. S., Hendriks, C. M. A., Leeters, E. E. J. M., Gross, C. P., Voogd, J. C. H., Vel, E. M. (2000). *Intensive monitoring of forest ecosystems in Europe*. Brussels, Geneva: FIMCI, EC-UN/ECE.
- Ding, L., Lu, Z., Gao, L., Guo, S., Shen, Q. (2018). Is nitrogen a key determinant of water transport and photosynthesis in higher plants upon drought stress? *Frontiers in Plant Science*, 9, 1401.
- Dinno, A. (2017). *dunn.test: Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums* (Version 1.3.5) [R package]. <https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>.
- Dittmar, C., Zech, W., Elling, W. (2003). Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, 173, 63–78.
- dos Santos Sarah, M. M., de Mello Prado, R., de Souza Júnior, J. P., Teixeira, G. C. M., dos Santos Duarte, J. C., de Medeiros, R. L. S. (2021). Silicon supplied via foliar application and root to attenuate potassium deficiency in common bean plants. *Scientific Reports*, 11(1), 19690.
- Drvodelić, D., Oršanić, M. (2020). Sadnja sadnica poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u uvjetima sanacije šumskih sastojina uslijed sušenja. *Šumarski List*, 144(5–6), 289–301.
- Dziedek, C., von Oheimb, G., Calvo, L., Fichtner, A., Kriebitzsch, W. U., Marcos, E., Pitz, W. T., Härdtle, W. (2016a). Does excess nitrogen supply increase the drought sensitivity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings? *Plant Ecology*, 217, 393–405
- (2012). *Water scarcity and drought events in Europe during the last decade*

- Dziedek, C., Härdtle, W., von Oheimb, G., Fichtner, A. (2016b). Nitrogen addition enhances drought sensitivity of young deciduous tree species. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1–12.
- Evans, J. R. (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 78, 9–19.
- Fathi, A. (2022). Role of nitrogen (N) in plant growth, photosynthesis pigments, and N use efficiency: A review. *Agrisost*, 28.
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., i Ribas-Carbó, M. (2006). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, 127(3), 343–352.
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., i Sharkey, T. D. (2004). Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology*, 6(3), 269–279.
- Forde, B. G., i Lorenzo, H. (2001). The nutritional control of root development. *Plant and Soil*, 232(1), 51–68.
- FOREST EUROPE. (2020). *State of Europe's Forests 2020*.
- Fortier, J., Truax, B., Gagnon, D., Lambert, F. (2015). Plastic allometry in coarse root biomass of mature hybrid poplar plantations. *BioEnergy Research*, 8, 1691–1704.
- Fotelli, M. N., Geßler, A., Peuke, A. D., Rennenberg, H. (2001). Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: Responses of growth, water status and $\delta^{13}\text{C}$ composition. *New Phytologist*, 151, 427–435.
- Fotelli, M. N., Rennenberg, H., i Gessler, A. (2002). Effects of drought on the competitive interference of an early successional species (*Rubus fruticosus*) on *Fagus sylvatica* L. seedlings: ^{15}N uptake and partitioning, responses of amino acids and other N compounds. *Plant Biology*, 4(3), 311–320.
- Gaj, R., Chudzińska, E., Borowski-Beszta, J., i Spsychalski, W. (2020). Effect of potassium and micronutrient foliar fertilisation on the content and accumulation of macroelements, yield and quality parameters of potato tubers. *Journal of Elementology*, 25(4), 1213–1231.
- Galiano, L., Timofeeva, G., Saurer, M., Siegwolf, R., Martínez-Vilalta, J., Hommel, R., Gessler, A. (2017). The fate of recently fixed carbon after drought release: Towards unravelling C storage regulation in *Tilia platyphyllos* and *Pinus sylvestris*. *Plant, Cell & Environment*, 40, 1711–1724.

- Gallé, A., i Feller, U. (2007). Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. *Physiologia Plantarum*, 131(3), 412–421.
- Gallé, A., Florez-Sarasa, I., Tomas, M., Pou, A., Medrano, H., Ribas-Carbo, M., i Flexas, J. (2009). The role of mesophyll conductance during water stress and recovery in tobacco (*Nicotiana sylvestris*): acclimation or limitation? *Journal of Experimental Botany*, 60(8), 2379–2390.
- Gallé, A., Haldimann, P., i Feller, U. (2007). Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. *New Phytologist*, 174(4), 799–810.
- García-Plazaola, J. I., i Becerril, J. M. (2000a). Effects of drought on photoprotective mechanisms in European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from different provenances. *Trees - Structure and Function*, 14(6), 485–490.
- García-Plazaola, J. I., i Becerril, J. M. (2000b). Photoprotection mechanisms in European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from diverse climatic origins. *Trees - Structure and Function*, 14(5), 339–343.
- Geremew, A., Carson, L., Woldesenbet, S., Carpenter, C., Peace, E., i Weerasooriya, A. (2021). Interactive effects of organic fertilizers and drought stress on growth and nutrient content of *Brassica juncea* at vegetative stage. *Sustainability*, 13(7), 10–14.
- Gessler, A., Bottero, A., Marshall, J., i Arend, M. (2020). The way back: recovery of trees from drought and its implication for acclimation. *New Phytologist*, 228(5), 1704–1709.
- Gessler, A., Cailleret, M., Joseph, J., Schönbeck, L., Schaub, M., Lehmann, M., Treydte, K., Rigling, A., Timofeeva, G., Saurer, M. (2018). Drought induced tree mortality – a tree-ring isotope based conceptual model to assess mechanisms and predispositions. *New Phytologist*, 219, 485–490
- Gessler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., Rennenberg, H., Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., i Seiler, W. (2007). Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees - Structure and Function*, 21(1), 1–11.
- Gessler, A., Keitel, C., Nahm, M., Rennenberg, H., Geßler, A., Keitel, C., Nahm, M., i Rennenberg, H. (2004). Water shortage affects the water and nitrogen balance in Central European beech forests. *Plant Biology*, 6(3), 289–298.
- Gessler, A., Schaub, M., i McDowell, N. G. (2016). The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. *The New Phytologist*, 214(2), 513–520.

- González de Andrés, E., Rosas, T., Camarero, J. J., i Martínez-Vilalta, J. (2021). The intraspecific variation of functional traits modulates drought resilience of European beech and pubescent oak. *Journal of Ecology*, 109(10), 3652–3669.
- Gourlez de la Motte, L., Beauclair, Q., Heinesch, B., Cuntz, M., Foltýnová, L., Šigut, L., Kowalska, N., Manca, G., Ballarin, I. G., Vincke, C., Roland, M., Ibrom, A., Lousteau, D., Siebicke, L., Neiryink, J., i Longdoz, B. (2020). Non-stomatal processes reduce gross primary productivity in temperate forest ecosystems during severe edaphic drought. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1794), 20190527.
- Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I. A., Falge, E., Ciais, P., Grünwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Köstner, B., Lagergren, F. (2007). Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143, 123–145.
- Granse, A., i Führs, H. (2013). Magnesium mobility in soils as a challenge for soil and plant analysis, magnesium fertilization and root uptake under adverse growth conditions. *Plant and Soil*, 368(1–2), 5–21.
- Grassi, G., Magnani, F. (2005). Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell & Environment*, 28, 834–849.
- Grassi, G., Vicinelli, E., Ponti, F., Cantoni, L., Magnani, F. (2005). Seasonal and interannual variability of photosynthetic capacity in relation to leaf nitrogen in a deciduous forest plantation in northern Italy. *Tree Physiology*, 25, 349–360.
- Guidi, L., Loreface, G., Pardossi, A., Malorgio, F., Tognoni, F., i Soldatini, G. F. (1997). Growth and photosynthesis of *Lycopersicon esculentum* (L.) plants as affected by nitrogen deficiency. *Biologia Plantarum*, 40(2), 235–244.
- Haase, D. L. (2007). Morphological and physiological evaluations of seedling quality. In Riley, L. E., Dumroese, R. K., i Landis, T. D. (Eds.), *National Proceedings: Forest and Conservation Nursery Associations - 2006*. Proceedings RMRS-P-50. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, pp. 3–8.
- Haase, D. L., Rose, R., i Trobaugh, J. (2006). Field performance of three stock sizes of Douglas-fir container seedlings grown with slow-release fertilizer in the nursery growing medium. *New Forests*, 31(1), 1–24.

- Hacke, U., i Sauter, J. J. (1995). Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica* f. *purpurea* and *Populus balsamifera*. *Journal of Experimental Botany*, 46(8), 1177–1183.
- Hagedorn, F., Joseph, J., Peter, M., Luster, J., Pritsch, K., Geppert, U., Kerner, R., Molinier, V., Egli, S., Schaub, M., Liu, J. F., Li, M., Sever, K., Weiler, M., Siegwolf, R. T. W., Gessler, A., i Arend, M. (2016). Recovery of trees from drought depends on belowground sink control. *Nature Plants*, 2, 16111.
- Hanewinkel, M., Cullmann, D. A., Schelhaas, M. J., Nabuurs, G. J., i Zimmermann, N. E. (2013). Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, 3(3), 203–207.
- Hartmann, H., Bastos, A., Das, A. J., Esquivel-Muelbert, A., Hammond, W. M., Martínez-Vilalta, J., McDowell, N. G., Powers, J. S., Pugh, T. A. M., Ruthrof, K. X., Allen, C. D. (2022). Climate Change Risks to Global Forest Health: Emergence of Unexpected Events of Elevated Tree Mortality Worldwide. *Annual Review of Plant Biology*, 73, 673–702.
- He, M., Zhang, K., Tan, H., Hu, R., Su, J., Wang, J., Huang, L., Zhang, Y., i Li, X. (2015). Nutrient levels within leaves, stems, and roots of the xeric species *Reaumuria soongorica* in relation to geographical, climatic, and soil conditions. *Ecology and Evolution*, 5(8), 1494–1503.
- Heath, J., i Kerstiens, G. (1997). Effects of elevated CO₂ on leaf gas exchange in beech and oak at two levels of nutrient supply: consequences for sensitivity to drought in beech. *Plant, Cell i Environment*, 20(1), 57–67.
- Hikino, K., Danzberger, J., Riedel, V. P., Rehschuh, R., Ruehr, N. K., Hesse, B. D., Lehmann, M. M., Buegger, F., Weikl, F., i Pritsch, K. (2022). High resilience of carbon transport in long-term drought-stressed mature Norway spruce trees within 2 weeks after drought release. *Global Change Biology*, 28(7), 2095–2110.
- Högberg, P., Johannisson, C., Hällgren, J. E. (1993). Studies of ¹³C in the foliage reveal interactions between nutrients and water in forest fertilization experiments. *Plant and Soil*, 152, 207–214.
- IPCC. (2013). *IPCC 2013 Summary for Policymakers*. In Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., i Midgley, P. M. (Eds.), *The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

- IPCC. (2021a). *Summary for Policymakers*. In Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G. K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., i Midgley, P. M. (Eds.), *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- IPCC. (2021b). *Weather and Climate Extreme Events in a Changing Climate*. In *Climate Change 2021 – The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, pp. 1513–1766.
- ISO-10390, (2005) Soil quality - Determination of pH. International Organization for Standardization, Geneva, Switzerland.
- ISO-11464, (2006) Soil quality - Pretreatment of samples for physico-chemical analysis. International Organization for Standardization Geneva, Switzerland.
- ISO-13878, (1998) Soil quality - Determination of total nitrogen content by dry combustion ("elemental analysis"). International Organization for Standardization, Geneva, Switzerland.
- Jamnická, G., Ditmarová, L., Kurjak, D., Kmet', J., Pšidová, E., Macková, M., Gömöry, D., i Štřelcová, K. (2013). The soil hydrogel improved photosynthetic performance of beech seedlings treated under drought. *Plant, Soil and Environment*, 59(10), 446–451.
- Jansen, K., Sohrt, J., Kohnle, U., Ensminger, I., Gessler, A. (2013). Tree ring isotopic composition, radial increment and height growth reveal provenance-specific reactions of Douglas-fir towards environmental parameters. *Trees*, 27, 37–52.
- Jenny, H., Overstreet, R. (1938). Contact effects between plant roots and soil colloids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 24(9), 384–392.
- Jia, Y., Xiao, W., Ye, Y., Wang, X., Liu, X., Wang, G., Li, G., Wang, Y. (2020). Response of photosynthetic performance to drought duration and re-watering in maize. *Agronomy*, 10, 533.
- Johnson, K. M., Jordan, G. J., i Brodribb, T. J. (2018). Wheat leaves embolized by water stress do not recover function upon rewatering. *Plant, Cell i Environment*, 41(12), 2704–2714.
- Jonard, M., André, F., Dambrine, E., Ponette, Q., i Ulrich, E. (2009). Temporal trends in the foliar nutritional status of the French, Walloon, and Luxembourg broad-leaved plots of forest monitoring. *Annals of Forest Science*, 66(4), 412.
- Jose, S., Merritt, S., i Ramsey, C. L. (2003). Growth, nutrition, photosynthesis and transpiration responses of longleaf pine seedlings to light, water and nitrogen. *Forest Ecology and Management*, 180(3), 335–344.

- Kassambara, A. (2023). *rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests* (Version 0.7.2) [R package]. <https://CRAN.R-project.org/package=rstatix>.
- Kereša, S., Barić, M., Šarčević, H., Habuš Jerčić, I., i Vujić, V. (2008). Tolerance to drought stress of Croatian winter wheat genotypes at seedling stage. *Cereal Research Communications*, 36(4), 1039–1042.
- Kijowska-Oberc, J., Staszak, A. M., Kamiński, J., i Ratajczak, E. (2020). Adaptation of Forest Trees to Rapidly Changing Climate. *Forests*, 11(1), 123.
- Knutzen, F., Meier, I. C., i Leuschner, C. (2015). Does reduced precipitation trigger physiological and morphological drought adaptations in European beech (*Fagus sylvatica* L.)? Comparing provenances across a precipitation gradient. *Tree Physiology*, 35(9), 949–963.
- Köhler, J., Yang, N., Pena, R., Raghavan, V., Polle, A., Meier, I. C. (2018). Ectomycorrhizal fungal diversity increases phosphorus uptake efficiency of European beech. *New Phytologist*, 220, 1200–1210.
- Komlenović, N. (1995). Primjena kompleksnih gnojiva u uzgoju šumskih biljaka obloženog korijenovog sustava. *Radovi (Hrvatski šumarski institut)*, 30, 1–10.
- Kreuzwieser, J., i Gessler, A. (2010). Global climate change and tree nutrition: Influence of water availability. *Tree Physiology*, 30(9), 1221–1234.
- Lambers, H., i Oliveira, R. S. (2019). *Plant Physiological Ecology*. In *Encyclopedia of Ecology*. Springer International Publishing, Cham.
- Lambers, H., Chapin, F. S., i Pons, T. L. (2008). *Plant physiological ecology* (2nd ed.). Springer.
- Landis, T. D. (1985). Mineral nutrition as an index of seedling quality. In M. Duryea (Ed.), *Evaluating Seedling Quality: Principles, Procedures and Predictive Abilities of Major Tests*. Forest Research Laboratory, Oregon State University, pp. 29–48.
- Langer, G. J., i Bußkamp, J. (2021). Fungi associated with woody tissues of European beech and their impact on tree health. *Frontiers in Microbiology*, 12, 702467.
- Larcher, W. (1980). *Physiological plant ecology* (2nd ed.). Springer-Verlag. New York.
- Leberecht, M., Dannenmann, M., Tejedor, J., Simon, J., Rennenberg, H., Polle, A. (2016). Segregation of nitrogen use between ammonium and nitrate of ectomycorrhizas and beech trees. *Plant, Cell & Environment*, 39, 2691–2700.
- Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees - Structure and Function*, 19, 385–401.

- Leuschner, C. (2020). Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.)—A review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 47, 125576.
- Leuschner, C., i Ellenberg, H. (2017). *Ecology of Central European Forests*. Springer.
- Leuschner, C., Backes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O., i Runge, M. (2001). Drought responses at leaf, stem, and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees in dry and wet years. *Forest Ecology and Management*, 149(1), 33–46.
- Leuschner, C., Schipka, F., i Backes, K. (2022). Stomatal regulation and water potential variation in European beech: Challenging the iso/anisohdry concept. *Tree Physiology*, 42(3), 365–378.
- Levitt, J. (1972). *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, New York.
- Li, J., Mei, X., Zhang, J., Song, Z., Wang, S., Chen, W., Wei, X., Fang, X., Wang, J. (2023). Effects of potassium application on growth and root metabolism of *Salvia miltiorrhiza* under drought stress. *Agronomy*, 13(11), 2796.
- Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. In *Methods in Enzymology* (Vol. 148, pp. 350–382). Academic Press.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J., Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 698–709.
- Liski, J., Kaasalainen, S., Raunonen, P., Akujärvi, A., Krooks, A., Repo, A., Kaasalainen, M. (2014). Indirect emissions of forest bioenergy: Detailed modeling of stump-root systems. *GCB Bioenergy*, 6, 777–784.
- Liu, J. F., Arend, M., Yang, W. J., Schaub, M., Ni, Y. Y., Gessler, A., Jiang, Z. P., Rigling, A., Li, M. H. (2017). Effects of drought on leaf carbon source and growth of European beech are modulated by soil type. *Scientific Reports*, 7.
- Loewenstein, N. J., Pallardy, S. G. (2002). Influence of a drying cycle on post-drought xylem sap abscisic acid and stomatal responses in young temperate deciduous angiosperms. *New Phytologist*, 156, 351–361.
- Löf, M., Bolte, A., Welander, N. T. (2005). Interacting effects of irradiance and water stress on dry weight and biomass partitioning in *Fagus sylvatica* seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20(4), 322–328.

- López-Bucio, J., Cruz-Ramírez, A., Herrera-Estrella, L. (2003). The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(3), 280–287.
- Lovisoló, C., Perrone, I., Carra, A., Ferrandino, A., Flexas, J., Medrano, H., Schubert, A. (2010). Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: A physiological and molecular update. *Functional Plant Biology*, 37, 98–116.
- Lynch, J., Marschner, P., Rengel, Z. (2012). Effect of internal and external factors on root growth and development. In *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants* (3rd ed., pp. 331–346). Academic Press.
- Manu, R., Corre, M. D., Aleeje, A., Mwanjalolo, M. J. G., Babweteera, F., Veldkamp, E., van Straaten, O. (2022). Responses of tree growth and biomass production to nutrient addition in a semi-deciduous tropical forest in Africa. *Ecology*, 103(6), e3659.
- Markesteyn, L., Poorter, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, 97(2), 311–325.
- Márquez-Prieto, A. K., Palacio-Márquez, A., Sanchez, E., Macias-López, B. C., Pérez-Álvarez, S., Villalobos-Cano, O., Preciado-Rangel, P. (2022). Impact of the foliar application of potassium nanofertilizer on biomass, yield, nitrogen assimilation, and photosynthetic activity in green beans. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 50(1), 12569.
- Marschner, P. (2012). *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants* (3rd ed.). Academic Press.
- Martinez del Castillo, E., Zang, C. S., Buras, A., Hacket-Pain, A., Esper, J., Serrano-Notivoli, R., Hartl, C., Weigel, R., Klesse, S., Resco de Dios, V., Scharnweber, T., Dorado-Liñán, I., van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E., Jump, A., Mikac, S., Banzragch, B. E., Beck, W., Cavin, L. (2022). Climate-change-driven growth decline of European beech forests. *Communications Biology*, 5(1), 163.
- Martínez-Vilalta, J., Sala, A., Asensio, D., Galiano, L., Hoch, G., Palacio, S., Piper, F. I., Lloret, F. (2016). Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: A global synthesis. *Ecological Monographs*, 86, 495–516.
- Massonnet, C., Chuste, P. A., Zeller, B., Tillard, P., Gerard, B., Cheraft, L., Breda, N., Maillard, P. (2024). Does long-term drought or repeated defoliation affect seasonal leaf N cycling in young beech trees? *Tree Physiology*, 44(4), tpae054.

- Maxwell, K., Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence — a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659–668.
- McDonald, A. J. S., Ericsson, T., Larsson, C. M. (1996). Plant nutrition, dry matter gain and partitioning at the whole-plant level. *Journal of Experimental Botany*, 47(10), 1245–1253.
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D. G., Yepez, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178(3), 719–739.
- Medrano, H., Escalona, J. M., Bota, J., Gulías, J., Flexas, J. (2002). Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*, 89(6), 895–905.
- Meier, I. C., Leuschner, C. (2008). Belowground drought response of European beech: Fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, 14(10), 2081–2095.
- Mellert, K. H., Göttlein, A. (2012). Comparison of new foliar nutrient thresholds derived from van den Burg’s literature compilation with established central European references. *European Journal of Forest Research*, 131(5), 1461–1472.
- Merhaut, D. J. (2007). Magnesium. In A. V. Barker D. J. Pilbeam (Eds.), *Handbook of Plant Nutrition* (pp. 145-181). CRC Press.
- Meyer-Grünefeldt, M., Friedrich, U., Klotz, M., Von Oheimb, G., Härdtle, W. (2015). Nitrogen deposition and drought events have non-additive effects on plant growth—evidence from greenhouse experiments. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 149, 424–432.
- Millard, P., Grelet, G. A. (2010). Nitrogen storage and remobilization by trees: Ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiology*, 30(8), 1083–1095.
- Millard, P., Proe, M. F. (1992). Storage and internal cycling of nitrogen in relation to seasonal growth of Sitka spruce. *Tree Physiology*, 10(1), 33–43.
- Mumtaz, M. Z., Saqib, M., Abbas, G., Akhtar, J., Ul-Qamar, Z. (2020). Drought stress impairs grain yield and quality of rice genotypes by impaired photosynthetic attributes and K nutrition. *Rice Science*, 27(1), 5–9.
- Nardini, A., Savi, T., Trifilò, P., Lo Gullo, M. A. (2018). Drought stress and the recovery from xylem embolism in woody plants. In Cánovas, F. M., Lüttge, U., Matyssek, R. (Eds.), *Progress in Botany* (Vol. 79, pp. 197–231). Springer International Publishing.

- Ni, B. R., Pallardy, S. G. (1991). Response of gas exchange to water stress in seedlings of woody angiosperms. *Tree Physiology*, 8, 1–9.
- Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260(12), 1623–1639.
- Nikiforou, C., Manetas, Y. (2011). Inherent nitrogen deficiency in *Pistacia lentiscus* preferentially affects photosystem I: a seasonal field study. *Functional Plant Biology*, 38, 848–855.
- Nikolova, P. S., Bauerle, T. L., Häberle, K. H., Blaschke, H., Brunner, I., Matyssek, R. (2020). Fine-root traits reveal contrasting ecological strategies in European beech and Norway spruce during extreme drought. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1–18.
- Nilsen, P. (1995). Effect of nitrogen on drought strain and nutrient uptake in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) trees. *Plant and Soil*, 172, 73–85.
- Nunes, L. J. R., Meireles, C. I. R., Gomes, C. J. P., Ribeiro, N. M. C. A. (2022). The impact of climate change on forest development: A sustainable approach to management models applied to Mediterranean-type climate regions. *Plants*, 11(10), 2671.
- Nussbaumer, A., Meusburger, K., Schmitt, M., Waldner, P., Gehrig, R., Haeni, M., Rigling, A., Brunner, I., Thimonier, A. (2020). Extreme summer heat and drought lead to early fruit abortion in European beech. *Scientific Reports*, 10(1), 1–11.
- Nye, P. H., Tinker, P. B. (1977). *Solute Movement in the Soil-root System*. University of California Press.
- Ognjenović, M. (2021). *Stanje ishrane i osutost obične bukve (Fagus sylvatica L.) u izmijenjenim klimatskim uvjetima*. Sveučilište u Zagrebu.
- Ognjenović, M., Levanič, T., Potočić, N., Ugarković, D., Indir, K., Seletković, I. (2020). Interrelations of various tree vitality indicators and their reaction to climatic conditions on a European beech (*Fagus sylvatica* L.) plot. *Šumarski List*, 144(7–8), 351–365.
- Okba, S. K., Mazrou, Y., Elmenofy, H. M., Ezzat, A., Salama, A. M. (2021). New insights of potassium sources impacts as foliar application on ‘Canino’ apricot fruit yield, fruit anatomy, quality and storability. *Plants*, 10(5), 1163.
- Oliet, J. A., Puértolas, J., Planelles, R., Jacobs, D. F. (2013). Nutrient loading of forest tree seedlings to promote stress resistance and field performance: a Mediterranean perspective. *New Forests*, 44, 649–669.
- Ossó, A., Allan, R. P., Hawkins, E., Shaffrey, L., Maraun, D. (2022). Emerging new climate extremes over Europe. *Climate Dynamics*, 58(2), 487–501.

- Ouimet, R., Moore, J. D. (2015). Effects of fertilization and liming on tree growth, vitality and nutrient status in boreal balsam fir stands. *Forest Ecology and Management*, 345, 39–49.
- Pająk, K., Małek, S., Kormanek, M., Jasik, M., Banach, J. (2022). Macronutrient content in European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings grown in differently compacted peat substrates in a container nursery. *Forests*, 13(11), 1793.
- Pallardy, S. G. (2008). Physiology of woody plants. Academic Press. 50.
- Paquin, R., Margolis, H. A., Doucet, R., Coyea, M. R. (2000). Physiological responses of black spruce layers and planted seedlings to nutrient addition. *Tree Physiology*, 20, 229–237.
- Panda, D., Mishra, S. S., Behera, P. K. (2021). Drought tolerance in rice: Focus on recent mechanisms and approaches. *Rice Science*, 28(2), 119–132.
- Passioura, J. B. (2002). Soil conditions and plant growth. *Plant, Cell & Environment*, 25(3), 311–318.
- Peñuelas, J., Sardans, J., Ogaya, R., Estiarte, M. (2008). Nutrient stoichiometric relations and biogeochemical niche in coexisting plant species: Effect of simulated climate change. *Polish Journal of Ecology*, 56(4), 613–622.
- Percival, G. C., Keary, I. P., Noviss, K. (2008). The potential of a chlorophyll content SPAD meter to quantify nutrient stress in foliar tissue of sycamore (*Acer pseudoplatanus*), English oak (*Quercus robur*), and European beech (*Fagus sylvatica*). *Arboriculture & Urban Forestry*, 34(2), 89–100.
- Peters, W., Bastos, A., Ciais, P., Vermeulen, A. (2020). A historical, geographical and ecological perspective on the 2018 European summer drought. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 375(1794), 20190503.
- Peuke, A. D., Rennenberg, H. (2004). Carbon, nitrogen, phosphorus, and sulfur concentration and partitioning in beech ecotypes (*Fagus sylvatica* L.): Phosphorus most affected by drought. *Trees*, 18(6), 639–648.
- Peuke, A. D., Rennenberg, H. (2011). Impacts of drought on mineral macro- and microelements in provenances of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *Tree Physiology*, 31(2), 196–207.
- Peuke, A. D., Schraml, C., Hartung, W., Rennenberg, H. (2002). Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytologist*, 154(2), 373–387.

- Pflug, E. E., Buchmann, N., Siegwolf, R. T. W., Schaub, M., Rigling, A., Arend, M. (2018). Resilient leaf physiological response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) to summer drought and drought release. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1–11.
- Potočić, N., Čosić, T., Pilaš, I. (2005). The influence of climate and soil properties on calcium nutrition and vitality of silver fir (*Abies alba* Mill.). *Environmental Pollution*, 137(3), 596–602.
- Potočić, N., Seletković, I., Čater, M., Čosić, T., Mario, Š., Vedriš, M., Šango, M., Vedriš, M. (2009). Ekofiziološki odziv suncu izloženih sadnica obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) pri različitim razinama gnojidbe. *Šumarski List*, 133(5–6), 289–300.
- Potočić, N., Seletković, I., Jakovljević, T., Marjanović, H., Indir, K., Medak, J., Ognjenović, M., Nikola, Z. (2020). Oštećenost šumskih ekosustava Republike Hrvatske - Izvješće za 2019. godinu. Jastrebarsko, Hrvatski šumarski institut.
- Pretzsch, H., Grams, T., Häberle, K. H., Pritsch, K., Bauerle, T., Rötzer, T. (2020). Growth and mortality of Norway spruce and European beech in monospecific and mixed-species stands under natural episodic and experimentally extended drought: Results of the KROOF throughfall exclusion experiment. *Trees - Structure and Function*, 34(5), 957–970.
- Pretzsch, H., Hilmers, T., Uhl, E., Bielak, K., Bosela, M., del Rio, M., Dobor, L., Forrester, D. I., Nagel, T. A., Pach, M., Avdagić, A., Bellan, M., Binder, F., Bončina, A., Bravo, F., De-Dios-García, J., Dinca, L., Drozdowski, S., Giammarchi, F. (2021). European beech stem diameter grows better in mixed than in mono-specific stands at the edge of its distribution in mountain forests. *European Journal of Forest Research*, 140(1), 127–145.
- Prudhomme, C., Giuntoli, I., Robinson, E. L., Clark, D. B., Arnell, N. W., Dankers, R., Fekete, B. M., Franssen, W., Gerten, D., Gosling, S. N., Hagemann, S., Hannah, D. M., Kim, H., Masaki, Y., Satoh, Y., Stacke, T., Wada, Y., Wisser, D. (2014). Hydrological droughts in the 21st century, hotspots and uncertainties from a global multimodel ensemble experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(9), 3262–3267.
- Pšidová, E., Ditmarová, L., Jamnická, M., Kurjak, D., Majerová, J., Czajkowski, T., Bolte, A. (2015). Photosynthetic response of beech seedlings of different origin to water deficit. *Photosynthetica*, 53(2), 187–194.
- Quian-Ulloa, R., Stange, C. (2021). Carotenoid biosynthesis and plastid development in plants: The role of light. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(5), 2420.

- R Core Team (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rakovec, O., Samaniego, L., Hari, V., Markonis, Y., Moravec, V., Thober, S., Hanel, M., Kumar, R. (2022). The 2018–2020 multi-year drought sets a new benchmark in Europe. *Earth's Future*, 10(12), e2021EF002394.
- ratio mitigate effects of mild but not of extreme drought in trees. *Environmental and Experimental Botany*, 169, 103905.
- Rausch, C., Bucher, M. (2002). Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. *Planta*, 216(1), 23–37.
- Rautio, P., Fürst, A., Stefan, K., Raitio, H., Bartels, U. (2016). Part XII: Sampling and analysis of needles and leaves. In *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests*. UNECE ICP Forests Programme Coordinating Centre.
- Redillas, M. C. F. R., Jeong, J. S., Strasser, R. J., Kim, Y. S., Kim, J. K. (2011). JIP analysis on rice (*Oryza sativa* cv Nipponbare) grown under limited nitrogen conditions. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 54, 827–832.
- Rennenberg, H., Loreto, F., Polle, A., Brilli, F., Fares, S., Beniwal, R. S., Gessler, A. (2006). Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biology*, 8(5), 556–571.
- Rose, L., Leuschner, C., Köckemann, B., Buschmann, H. (2009). Are marginal beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances a source for drought tolerant ecotypes? *European Journal of Forest Research*, 128(3), 335–343.
- Ruehr, N. K., Grote, R., Mayr, S., Arneth, A. (2019). Beyond the extreme: Recovery of carbon and water relations in woody plants following heat and drought stress. *Tree Physiology*, 39(8), 1285–1299.
- Rukh, S., Sanders, T. G. M., Krüger, I., Schad, T., Bolte, A. (2023). Distinct responses of European beech (*Fagus sylvatica* L.) to drought intensity and length—a review of the impacts of the 2003 and 2018–2019 drought events in Central Europe. *Forests*, 14(2), 248.
- Salehi, M., Walthert, L., Zimmermann, S., Waldner, P., Schmitt, M., Schleppei, P., Liechti, K., Ahmadi, M., Zahedi Amiri, G., Brunner, I., Thimonier, A. (2020). Leaf morphological traits and leaf nutrient concentrations of European beech across a water availability gradient in Switzerland. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 1–18.

- Santos, E. F., Mateus, N. S., Rosário, M. O., Garcez, T. B., Mazzafera, P., Lavres, J. (2021). Enhancing potassium content in leaves and stems improves drought tolerance of eucalyptus clones. *Physiologia Plantarum*, 172(3), 552–563.
- Sardans, J., Peñuelas, J. (2007). Drought changes phosphorus and potassium accumulation patterns in an evergreen Mediterranean forest. *Functional Ecology*, 21(1), 191–201.
- Sardans, J., Peñuelas, J., Ogaya, R. (2008). Drought's impact on Ca, Fe, Mg, Mo and S concentration and accumulation patterns in the plants and soil of a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* forest. *Biogeochemistry*, 87(1), 49–69.
- Sayer, M. A. S., Brissette, J. C., Barnett, J. P. (2005). Root growth and hydraulic conductivity of southern pine seedlings in response to soil temperature and water availability after planting. *New Forests*, 30, 253–272.
- Schachtman, D. P., Reid, R. J., Ayling, S. M. (1998). Phosphorus uptake by plants: From soil to cell. *Plant Physiology*, 116(2), 447–453.
- Schmal, J. L., Jacobs, D. F., O'Reilly, C. (2011). Nitrogen budgeting and quality of exponentially fertilized *Quercus robur* seedlings in Ireland. *European Journal of Forest Research*, 130(4), 557–567.
- Schönbeck, L., Gessler, A., Schaub, M., Rigling, A., Hoch, G., Kahmen, A., Li, M. H. (2020). Soil nutrients and lowered source
- Schönbeck, L., Li, M. H., Lehmann, M. M., Rigling, A., Schaub, M., Hoch, G., Kahmen, A., Gessler, A. (2021). Soil nutrient availability alters tree carbon allocation dynamics during drought. *Tree Physiology*, 41(5), 697–707.
- Schuldt, B., Ruehr, N. K. (2022). Responses of European forests to global change-type droughts. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, 24(6), 1093–1097.
- Schuldt, B., Buras, A., Arend, M., Vitasse, Y., Beierkuhnlein, C., Damm, A., Gharun, M., Grams, T. E. E., Hauck, M., Hajek, P., Hartmann, H., Hiltbrunner, E., Hoch, G., Holloway-Phillips, M., Körner, C., Larysch, E., Lübke, T., Nelson, D. B., Rammig, A. (2020). A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic and Applied Ecology*, 45, 86–103.
- Schulze, K., Borken, W., Muhr, J., Matzner, E. (2009). Stock, turnover time and accumulation of organic matter in bulk and density fractions of a Podzol soil. *European Journal of Soil Science*, 60(4), 567–577.
- Seleiman, M. F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdul-Wajid, H. H., Battaglia, M. L. (2021). Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants*, 10(2), 259.

- Seletković, I., Potočić, N., Jazbec, A., Čosić, T., Jakovljević, T. (2009). Utjecaj različitih sjetvenih supstrata i vrsta sporotopivih gnojiva na rast i fiziološke parametre sadnica obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u rasadniku i nakon presadnje. *Šumarski list*, 133(9–10), 469–481.
- Seletković, Z., Tikvić, I., Prpić, B. (2003). Ekološka konstitucija obične bukve. In S. Matić (Ed.), *Obična bukva (Fagus sylvatica L.) u Hrvatskoj*. Akademija šumarskih znanosti.
- Sever, K., Škvorc, Ž. (2018). *Ishrana bilja*. Interna skripta, Šumarski fakultet, Zagreb, 89.
- Sever, K., Sviličić, D. D., Karažija, T., Lazarević, B., Škvorc, Ž. (2021). Photosynthetic response of common beech seedlings to suboptimal mineral nutrition. *Šumarski list*, 145(5-6), 238–238.
- Sharkey, T. D., Seemann, J. R. (1989). Mild water stress effects on carbon-reduction-cycle intermediates, ribulose biphosphate carboxylase activity, and spatial homogeneity of photosynthesis in intact leaves. *Plant Physiology*, 89, 1060–1065.
- Signorell, A. (2023). DescTools: Tools for Descriptive Statistics (Version 0.99.50) [R package]. <https://CRAN.R-project.org/package=DescTools>.
- Song, J., Wang, Y., Pan, Y., Pang, J., Zhang, X., Fan, J., Zhang, Y. (2019). The influence of nitrogen availability on anatomical and physiological responses of *Populus alba* × *P. glandulosa* to drought stress. *BMC Plant Biology*, 19, 1–12.
- Spinoni, J., Barbosa, P., Buchignani, E., Cassano, J., Cavazos, T., Christensen, J. H., Christensen, O. B., Coppola, E., Evans, J., Geyer, B., Giorgi, F., Hadjinicolaou, P., Jacob, D., Katzfey, J., Koenig, T., Laprise, R., Lennard, C. J., Kurnaz, M. L., Li, D. (2020). Future global meteorological drought hot spots: A study based on CORDEX data. *Journal of Climate*, 33, 3635–3661.
- Stirbet, A., Govindjee (2011). On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 104, 236–257.
- Stirbet, A., Lazár, D., Kromdijk, J., Govindjee (2018). Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? *Photosynthetica*, 56, 86–104.
- Stojnić, S., Orlović, S., Miljković, D., Galić, Z., Kebert, M., von Wuehlisch, G. (2015). Provenance plasticity of European beech leaf traits under differing environmental conditions at two Serbian common garden sites. *European Journal of Forest Research*, 134, 1109–1125.

- Strasser, R. J., Tsimilli-Michael, M., Qiang, S., Goltsev, V. (2010). Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1797, 1313–1326.
- Strasser, R. J., Tsimilli-Michael, M., Srivastava, A. (2004). Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis* (pp. 321–362).
- Škorić, A. (1985). Priručnik za pedološka istraživanja. Fakultet poljoprivrednih znanosti, Zagreb.
- Škvorc, Ž., Sever, K., Franjić, J., Krstonošić, D., Poljak, M. (2012). Intenzitet fotosinteze i vegetativni rast hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u pokusnom nasadu. *Šumarski List*, 136, 7–17.
- Tadayyon, A., Nikneshan, P., Pessarakli, M. (2018). Effects of drought stress on concentration of macro- and micro-nutrients in castor (*Ricinus communis* L.) plant. *Journal of Plant Nutrition*, 41(3), 304–310.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., Murphy, A. (2018). *Plant Physiology and Development* (6th ed.). Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA.
- Tariq, A., Pan, K., Olatunji, O. A., Graciano, C., Li, Z., Li, N., Song, D., Sun, F., Wu, X., Dakhil, M. A., Sun, X. (2019). Impact of phosphorus application on drought resistant responses of *Eucalyptus grandis* seedlings. *Physiologia Plantarum*, 166(4), 894–908.
- Tariq, A., Pan, K., Olatunji, O. A., Graciano, C., Li, Z., Sun, F., Sun, X., Song, D., Chen, W., Zhang, A., Wu, X., Zhang, L., Mingrui, D., Xiong, Q., Liu, C. (2017). Phosphorous application improves drought tolerance of *Phoebe zhennan*. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1561.
- Thiel, D., Kreyling, J., Backhaus, S., Beierkuhnlein, C., Buhk, C., Egen, K., Huber, G., Konnert, M., Nagy, L., Jentsch, A. (2014). Different reactions of central and marginal provenances of *Fagus sylvatica* to experimental drought. *European Journal of Forest Research*, 133, 247–260.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Townsend Peterson, A., Phillips, O. L., Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145–148.

- Thomas, F. M., Hilker, C. (2000). Nitrate reduction in leaves and roots of young pedunculate oaks (*Quercus robur*) growing on different nitrate concentrations. *Environmental and Experimental Botany*, 43, 19–32.
- Tilman, D., Downing, J. A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363–365.
- Tognetti, R., Johnson, J. D., Michelozzi, M. (1995). The response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from two Italian populations to drought and recovery. *Trees*, 9(6), 348–354.
- Tognetti, R., Michelozzi, M., Borghetti, M. (1994). Response to light of shade-grown beech seedlings subjected to different watering regimes. *Tree Physiology*, 14(6), 751–758.
- Tomasella, M., Nardini, A., Hesse, B. D., Machlet, A., Matyssek, R., Häberle, K. H. (2019). Close to the edge: Effects of repeated severe drought on stem hydraulics and non-structural carbohydrates in European beech saplings. In G. Goldstein (Ed.), *Tree Physiology*, 39(6), 717–728.
- Torreano, S. J., Morris, L. A. (1998). Loblolly Pine root growth and distribution under water stress. *Soil Science Society of America Journal*, 62, 818–827.
- Trlin, D. (2021). *Utjecaj klimatskih promjena na dinamiku šuma hrasta lužnjaka (Quercus robur L.) i poljskog jasena (Fraxinus angustifolia Vahl) u Hrvatskoj*. Sveučilište u Zagrebu.
- Trubat, R., Cortina, J., Vilagrosa, A. (2006). Plant morphology and root hydraulics are altered by nutrient deficiency in *Pistacia lentiscus* (L.). *Trees*, 20, 334–339.
- Tuna, A. L., Kaya, C., Ashraf, M., Altunlu, H., Yokas, I., Yagmur, B. (2007). The effects of calcium sulphate on growth, membrane stability and nutrient uptake of tomato plants grown under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 59(2), 173–178.
- Uscola, M., Salifu, K. F., Oliet, J. A., Jacobs, D. F. (2015). An exponential fertilization dose–response model to promote restoration of the Mediterranean oak *Quercus ilex*. *New Forests*, 46(5), 795–812.
- van den Burg, J. (1985). *Foliar analysis for determination of tree nutrient status: A compilation of literature data*. Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos-en Landschapsbouw “De Dorschkamp”, Wageningen, Netherlands.
- Van Heerden, P. D. R., Strasser, R. J., Krüger, G. H. J. (2004). Reduction of dark chilling stress in N₂-fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll a fluorescence kinetics. *Physiologia Plantarum*, 121(2), 239–249.

- Van Heerden, P. D. R., Tsimilli-Michael, M., Krüger, G. H. J., Strasser, R. J. (2003). Dark chilling effects on soybean genotypes during vegetative development: Parallel studies of CO₂ assimilation, chlorophyll a fluorescence kinetics O-J-I-P, and nitrogen fixation. *Physiologia Plantarum*, 117(4), 476–491.
- van Hees, A. F. M. (1996). Original article (*Quercus robur* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science*, 54(1), 9–18.
- Verslues, P. E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J., Zhu, J. K. (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt, and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal*, 45(4), 523–539.
- Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Cuesta, B., Peñuelas, J. L., Uscola, M., Heredia-Guerrero, N., Rey Benayas, J. M. (2012). Increase in size and nitrogen concentration enhances seedling survival in Mediterranean plantations: Insights from an ecophysiological conceptual model of plant survival. *New Forests*, 43, 755–770.
- Villar-Salvador, P., Uscola, M., Jacobs, D. F. (2015). The role of stored carbohydrates and nitrogen in the growth and stress tolerance of planted forest trees. *New Forests*, 46, 813–839.
- Vitasse, Y., Bottero, A., Cailleret, M., Bigler, C., Fonti, P., Gessler, A., Lévesque, M., Rohner, B., Weber, P., Rigling, A., Wohlgemuth, T. (2019). Contrasting resistance and resilience to extreme drought and late spring frost in five major European tree species. *Global Change Biology*, 25(11), 3781–3792.
- Vukadinović, V., Vukadinović, V. (2011). *Ishrana bilja*. Osijek: Poljoprivredni fakultet u Osijeku.
- Vukadinović, V., Jug, I., Đurđević, B. (2014). *Ekofiziologija bilja*. Osijek: Sveučilište J. J. Strossmayera u Osijeku.
- Vukmirović, A., Škvorc, Ž., Bogdan, S., Krstonošić, D., Katičić Bogdan, I., Karažija, T., Bačurin, M., Brener, M., Sever, K. (2024). Effects of drought, phosphorus fertilization and provenance on the growth of common beech and sessile oak. *Forests*, 15, 219.
- Vukmirović, A., Škvorc, Ž., Bogdan, S., Krstonošić, D., Bogdan, I. K., Karažija, T., Bačurin, M., Brener, M., i Sever, K. (2024). Photosynthetic response to phosphorus fertilization in drought-stressed common beech and sessile oak from different provenances. *Plants*, 13(16), 2270.
- Walthert, L., Ganthaler, A., Mayr, S., Saurer, M., Waldner, P., Walser, M., Zweifel, R., von Arx, G. (2021). From the comfort zone to crown dieback: Sequence of physiological

- stress thresholds in mature European beech trees across progressive drought. *Science of the Total Environment*, 753, 141792.
- Wang, F., Israel, D., Ramírez-Valiente, J. A., Sánchez-Gómez, D., Aranda, I., Aphalo, P. J., Robson, T. M. (2020a). Seedlings from marginal and core populations of European beech (*Fagus sylvatica* L.) respond differently to imposed drought and shade. *Trees - Structure and Function*.
- Wang, Z., Hassan, M. U., Nadeem, F., Wu, L., Zhang, F., Li, X. (2020b). Magnesium fertilization improves crop yield in most production systems: A meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*, 10, 495191.
- Wang, G., Fahey, T. J., Xue, S., Liu, F. (2013a). Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabuliformis*, west China. *Oecologia*, 171, 583–590.
- Wang, M., Zheng, Q., Shen, Q., Guo, S. (2013b). The critical role of potassium in plant stress response. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(4), 7370–7390.
- Waraich, E. A., Ahmad, R., Saifullah, Ashraf, M. Y., Ehsanullah. (2011). Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. *Australian Journal of Crop Science*, 5(7), 764–777.
- White, P. J., Broadley, M. R. (2003). Calcium in plants. *Annals of Botany*, 92(4), 487–511.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D. P., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H. (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., Vaughan, D. (2023). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation* (Version 1.1.2) [Rpackage]. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.
- Wiley, E., Helliker, B. (2012). A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New Phytologist*, 195(2), 285–289.
- Wilson, K. B., Baldocchi, D. D., Hanson, P. J. (2001). Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest. *Plant, Cell & Environment*, 24, 571–583.

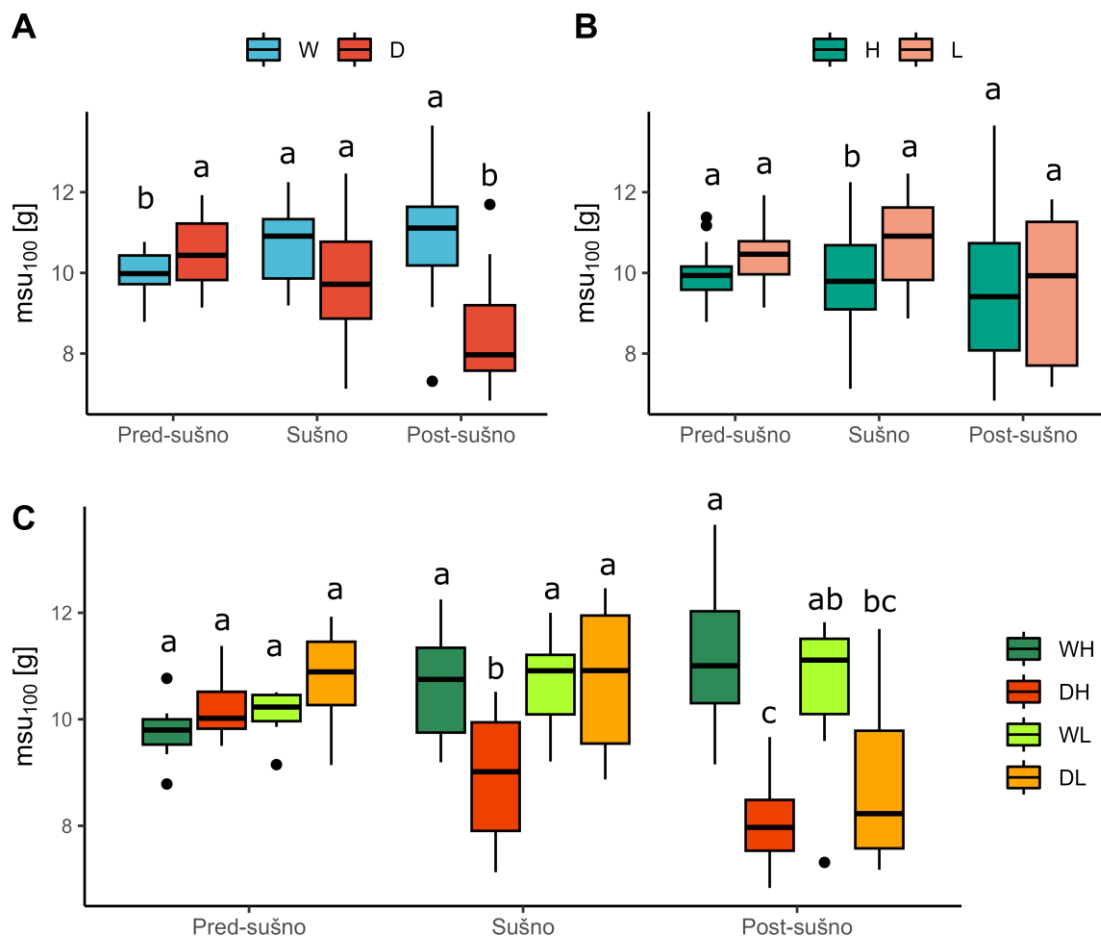
- Wu, F., Bao, W., Li, F., Wu, N. (2008). Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning, and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 63(2), 248–255.
- Wu, Z. Z., Ying, Y. Q., Zhang, Y. B., Bi, Y. F., Wang, A. K., Du, X. H. (2018). Alleviation of drought stress in *Phyllostachys edulis* by N and P application. *Scientific Reports*, 8(1), 1–9.
- Yang, X., Lu, M., Wang, Y., Wang, Y., Liu, Z., Chen, S. (2021). Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae*, 7(1), 50.
- Yang, Y., Ouyang, S., Gessler, A., Wang, X., Na, R., He, H. S., Wu, Z., Li, M. H. (2022). Root carbon resources determine survival and growth of young trees under long drought in combination with fertilization. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1074929.
- Zang, U., Goisser, M., Grams, T. E. E., Häberle, K. H., Matyssek, R., Matzner, E., Borken, W., Epron, D. (2014). Fate of recently fixed carbon in European beech (*Fagus sylvatica*) saplings during drought and subsequent recovery. *Tree Physiology*, 34(1), 29–38.
- Zhang, H., Li, X., Guan, D., Wang, A., Yuan, F., Wu, J. (2021). Nitrogen nutrition addition mitigated drought stress by improving carbon exchange and reserves among two temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 311, 108693.
- Zang, U., Goisser, M., Meyer, N., Häberle, K. H., Borken, W. (2021). Chemical and morphological response of beech saplings (*Fagus sylvatica* L.) to an experimental soil drought gradient. *Forest Ecology and Management*, 498, 119525.
- Zavišić, A., Polle, A. (2018). Dynamics of phosphorus nutrition, allocation and growth of young beech (*Fagus sylvatica* L.) trees in P-rich and P-poor forest soil. *Tree Physiology*, 38, 37–51.
- Zhang, H., Li, W., Adams, H. D., Wang, A., Wu, J., Jin, C., Guan, D., Yuan, F. (2018). Responses of woody plant functional traits to nitrogen addition: a meta-analysis of leaf economics, gas exchange, and hydraulic traits. *Frontiers in Plant Science*, 9, 683.
- Zhang, H., Li, X., Guan, D., Wang, A., Yuan, F., Wu, J. (2021). Nitrogen nutrition addition mitigated drought stress by improving carbon exchange and reserves among two temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 311, 108693.
- Zhang, J., Kirkham, M. B. (1996). Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seedlings. *New Phytologist*, 132, 361–373.
- Zhou, G., Zhou, X., Nie, Y., et al. (2018). Drought-induced changes in root biomass largely result from altered root morphological traits: Evidence from a synthesis of global field trials. *Plant, Cell & Environment*, 41, 2589–2599.

- Zhu, J. K. (2002). Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 53, 247–273.
- Živčák, M., Olšovská, K., Slamka, P., Galambošová, J., Rataj, V., Shao, H. B., Brestič, M. (2014). Application of chlorophyll fluorescence performance indices to assess the wheat photosynthetic functions influenced by nitrogen deficiency. *Plant, Soil and Environment*, 60(5), 210–215

9. PRILOZI

PRILOG 1. Visine (H) i promjeri vrata korijena (D) sadnica obične bukve mjereni na početku i na kraju istraživanja. Prikazane su srednje vrijednosti ± standardne pogreške, a različita slova označuju značajne razlike između tretmana prema Tukey post hoc testu.

	WH	DH	WL	DL
H _{početak} (cm)	50.09±1.9a	44.62±2.4a	49.56±2.0a	43.58±2.0a
H _{kraj} (cm)	74.44±0.7a	58.15±1.8b	70.75±2.1a	58.02±1.2b
D _{početak} (mm)	8.90±0.2a	7.89±0.3b	8.23±0.3ab	7.47±0.2b
D _{kraj} (mm)	13.85±0.3a	12.62±0.5ab	12.89±0.3ab	11.56±0.3b



PRILOG 2. Masa suhog uzorka 100 listova bukovih sadnica pod utjecajem: redovitog (W) i neredovitog (D) navodnjavanja, (A), visoke (H) i niske (L) doze gnojiva (B), te interakcije navodnjavanja i doze gnojiva u tretmanima: WH - redovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, DH - neredovito navodnjavanje uz visoku dozu gnojiva, WL - redovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva i DL - neredovito navodnjavanje uz nisku dozu gnojiva (C) prije suše (u pred-sušnom), za vrijeme suše (sušnom) i nakon suše (post-sušnom razdoblju). Pravokutni dijagrami (box plot) prikazuju medijan (središnja crta), interkvartilni raspon (gornji i donji rub predstavljaju gornji i donji kvartil), linije izvan pravokutnika prikazuju raspon podataka unutar 1.5 interkvartilnog raspona, odnosno minimum i maksimum, dok crne točke označavaju netipične vrijednosti (outliere). Statistički značajne razlike prikazane su prema Tukey post-hoc testu, označene su malim slovima (a, b, c). Isto slovo označava nepostojanje značajnih razlika između tretmana unutar pojedinog razdoblja.

ŽIVOTOPIS

Mia Marušić rođena je 15. srpnja 1990. godine u Zagrebu. Nakon završetka osnovne škole i gimnazije Tituš Brezovački u Zagrebu, 2010. godine upisuje Fakultet šumarstva i drvne tehnologije, Sveučilišta u Zagrebu, smjer urbanog šumarstva, zaštite prirode i okoliša. Preddiplomski studij završava 2014. godine sa završnim radom pod naslovom "Pepelnice na ukrasnom grmlju". Iste godine upisuje diplomski studij te sudjeluje na znanstvenom projektu ("CroFEM - Uspostava dugoročnog znanstvenog monitoringa šumskih ekosustava u Hrvatskoj - HRZZ") pod mentorstvom dr. sc. Stjepana Mikca. U sklopu ERASMUS+ programa završila je semestar na Fakultetu šumarstva i drvne tehnologije ČZU, Češkog sveučilišta u Pragu. Diplomski studij završava 2016. godine s diplomskim radom pod naslovom "Dinamika prirodnih poremećaja u prašumi Smrčeve doline".

U svibnju 2017. godine započinje stručno osposobljavanje u trajanju od 12 mjeseci kao stručna suradnica u odjelu za gospodarenje i uređivanje šuma pri Ministarstvu poljoprivrede, Upravi šumarstva, lovstva i drvne industrije. Nakon čega je položila stručni državni ispit. Od rujna 2018. do kolovoza 2020. godine radi na poslovima uređivanja šuma za potrebe izrade Programa gospodarenja šumama šumoposjednika te kao mlađa stručna asistentica u Odjelu za konzultantske usluge u tvrtki Salix plan d.o.o. U rujnu 2020. godine zapošljava se na Hrvatskom šumarskom institutu, na Zavodu za ekologiju šuma, na radnom mjestu asistentice-doktorandice na projektu Hrvatske zaklade za znanost „VitaClim – Vitalitet obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u izmijenjenim klimatskim uvjetima“.

Tijekom doktorskog studija kao autor ili koautor objavljuje šest znanstvenih radova i sudjeluje na četiri međunarodne konferencije. Nekoliko puta je u sklopu bilateralnog projekta bila na kratkotrajnom usavršavanju na Gozdarskom inštitutu u Sloveniji kod profesora dr.sc. Toma Levaniča. U sklopu projekta VitaClim sudjelovala je na kratkotrajnom usavršavanju na Katoličkom sveučilištu u Louvain-la-Neuveu (Université catholique de Louvain) kod profesora dr.sc. Mathieu Jonarda te jednom na dugotrajnom usavršavanju na WSL Institutu u Švicarskoj kod dr.sc. Marcusa Schaub.

Kao suradnica sudjeluje na četiri znanstveno-istraživačka projekta: ICP Forests Hrvatska - "Motrenje oštećenosti šumskih ekosustava", "Vitalitet obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u izmijenjenim klimatskim uvjetima (HRZZ IP-01-2018-5222)", "Očuvanje sastojina hrasta lužnjaka u Republici Hrvatskoj s naglaskom na biotske štetne čimbenike", "Istraživanje stanja tla i ishrane stabala u klonskim sjemenskim plantažama poduzeća Hrvatske šume d.o.o. Zagreb", te na međunarodnom INTERREG-CE projektu RE-

ENFORCE. Također je uključena u COST akciju „CLEAN FORESTS - Joint effects of Climate Extremes and Atmospheric deposition on European Forests“.

AUTOROV POPIS OBJAVLJENIH RADOVA I SUDJELOVANJA

Objavljen znanstveni rad u časopisu A1 skupine

1. Levanič, T., Ugarković, D., Seletković, I., Ognjenović, M., **Marušić, M.**, Bogdanić, R., Potočić, N. (2023) Radial Increment of Beech (*Fagus sylvatica* L.) Is under a Strong Impact of Climate in the Continental Biogeographical Region of Croatia. *Plants*, 12(13), 1-22. doi: 10.3390/plants12132427
2. **Marušić, M.**, Seletković, I., Ognjenović, M., Jonard, M., Sever, K., Schaub, M., Gessler, A., Šango, M., Sirovica, I., Zegnal, I., i dr., (2023) Nutrient and Growth Response of *Fagus sylvatica* L. Saplings to Drought Is Modified by Fertilisation. *Forests*, 14, 2445, 1-17.
3. Ognjenović, M., Seletković, I., Potočić, N., **Marušić, M.**, Perčec Tadić, M., Jonard, M., Rautio, P., Timmermann, V., Lovreškov, L., Ugarković, D. (2022) Defoliation Change of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Depends on Previous Year Drought. *Plants*, 11(6), 1-13. doi: 10.3390/plants11060730
4. Lovreškov, L., Radojčić Redovniković, I., Limić, I., Potočić, N., Seletković, I., **Marušić, M.**, Jurinjak Tušek, A., Jakovljević, T., Butorac, L. (2022) Are Foliar Nutrition Status and Indicators of Oxidative Stress Associated with Tree Defoliation of Four Mediterranean Forest Species? *Plants*, 11(24), 3484, 15. doi: 10.3390/plants11243484
5. Ognjenović, M., Seletković, I., **Marušić, M.**, Jonard, M., Rautio, P., Timmermann, V., Perčec Tadić, M., Lanščak, M., Ugarković, D., Potočić, N. (2022) The Effect of Environmental Factors on the Nutrition of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Varies with Defoliation. *Plants*, 12(1), 1-17. doi: 10.3390/plants12010168
6. Ugarković, D., Jazbec, A., Seletković, I., Tikvić, I., Paulić, V., Ognjenović, M., **Marušić, M.**, Potočić, N. (2021) Silver Fir Decline in Pure and Mixed Stands at Western Edge of Spread in Croatian Dinarides Depends on Some Stand Structure and Climate Factors. *Sustainability*, 13(11), 6060. doi: 10.3390/su13116060

Izlaganje na međunarodnom znanstvenom skupu (A3 skupina)

1. Marušić M., Potočić N., Seletković I., Ognjenović M., Sirovica I., Zegnal I., Bogdanić R., Sever K. (2023) Uloga gnojidbe u ublažavanju negativnih utjecaja suše na rast sadnica obične bukve (*Fagus sylvatica* L.). Knjiga sažetaka "Šumarska znanost: razvoj i na napredak na temeljima prošlosti". Jastrebarsko: Hrvatski šumarski institut, str. 52-53.
2. Marušić M., Ognjenović M., Seletković I., Potočić N., Levanič T. (2022) Influence of tree crown status on the growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Croatia. Book of abstracts of the International Scientific Conference "Better forestry, for better forests, for a better planet". Skopje, Republic of North Macedonia: Ss. Cyril and Methodius University in Skopje Hans Em Faculty of Forest Sciences, Landscape Architecture and Environmental Engineering, str. 76-76.
3. Ognjenović M., Seletković I., Potočić N., Marušić M., Perčec Tadić M., Jonard M., Rautio P., Timmermann V., Lovreškov L., Ugarković D. (2022) Defoliation change of European beech (*Fagus sylvatica* L.) depends on previous year drought. Book of Abstracts / International Scientific Conference "Forestry Science for Sustainable Development - FORS2D", Perspectives of forestry and related sectors as drivers of sustainable development in the post-Covid era. Banja Luka: Faculty of Forestry, University of Banja Luka, str. 50-50.
4. Ognjenović M., Levanič T., Potočić N., Ugarković D., Indir K., Marušić M., Seletković I. (2022) Interrelations of various tree vitality indicators on a common beech (*Fagus sylvatica* L.) plot. Book of abstracts of the International Scientific Conference "Better forestry, for better forests, for a better planet". Skopje, Republic of North Macedonia: Ss. Cyril and Methodius University in Skopje Hans Em Faculty of Forest Sciences, Landscape Architecture and Environmental Engineering, str. 77-77.
5. Marušić M., Potočić N., Seletković I., Ognjenović M., Sirovica I., Zegnal I., Bogdanić R., Sever K. (2022) The response of beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings to drought in a fertilization experiment. Book of abstracts - Natural resources green technology and sustainable development. Zagreb: Faculty of Food Technology and Biotechnology, University of Zagreb, Croatia, str. 43-43.
6. Marušić M., Potočić N., Seletković I., Ognjenović M., Sirovica I., Sever K. (2021) Utjecaj hraniva u interakciji sa sušnim stresom na fiziološki odziv sadnica bukve u plasteničkom pokusu. Zbornik sažetaka Dana doktorata biotehničkog područja 2021. /

Ivanković A., Lučić Beljo R., Čurić D. (ur.). Zagreb: Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, str. 54-56.

7. Ognjenović M., Seletković I., Potočić N., Perčec Tadić M., Sokol Jurković R., Marušić M., Sever K., Ugarković D., Timmermann V., Rautio P. i dr. (2021) Beech nutrition depends on defoliation, soil and climate across Croatia. Forest Monitoring to assess Forest Functioning under Air Pollution and Climate Change / Schaub M., Vesterdal L., De Vos B. i dr. (ur.). Birmensdorf: Swiss Federal Research Institute WSL, str. 70-70.
8. Potočić, Nenad; Seletković, Ivan; Jakovljević, Tamara; Radojčić Redovniković, Ivana; Lovreškov, Lucija; Marušić, Mia (2023) Detecting the vitality of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) trees: defoliation, nutritional status and indicators of oxidative stress. International Scientific Conference Forest Science for people and societal challenges The 90th Marin Drăcea INCDS Anniversary, Bukurešt

Znanstveno i stručno usavršavanje u inozemstvu

1. 11th Summer School on 'Scientific Writing, Reviewing, and Publishing; 07-11.08.2023; Slovenija
2. 31st Dendroecological Fieldweek 28.08.-05.09.2021; Švicarska