

Izvorni znanstveni članak
Original scientific paper

Prispjelo - *Received*: 13.12.2001.
Prihvaćeno - *Accepted*: 12.04.2002.

UDK: 630* 231.25

Danko Slade
Mladen Ivanković
Joso Gračan

GEOGRAFSKA DISTRIBUCIJA HAPLOTIPOVA ŠUMSKOG DRVEĆA I GRMLJA U EUROPI

GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF HAPLOTYPES OF FOREST TREES AND SHRUBS IN EUROPE

SAŽETAK

Kroz dva europska projekta analizirana je kloroplastna DNA brojnih populacija drvenastih šumskih vrsta. Kod različitih vrsta detektiran je različit broj haplotipova koji su bili različito geografski raspodijeljeni između populacijama, odražavajući prošlost vrste, brzinu širenja i ekološke zahtjeve, a vidljiv je i utjecaj čovjeka. Ovaj članak daje pregled distribucije haplotipova po vrstama.

Ključne riječi: haplotipovi, kloroplastna DNA, geografska distribucija

UVOD

INTRODUCTION

U sklopu dvaju projektata EU: Cytofor i Fair oak analizirana je kloroplastna DNA raznih drvenastih vrsta metodama molekularne genetike. Cilj istraživanja bio je odrediti geografsku distribuciju kloroplastnih genotipova (haplotipova) za svaku vrstu ako je moguće odrediti smjerove širenja pojedinih vrsta nakon zadnjeg ledenog doba te locirati pribježišta.

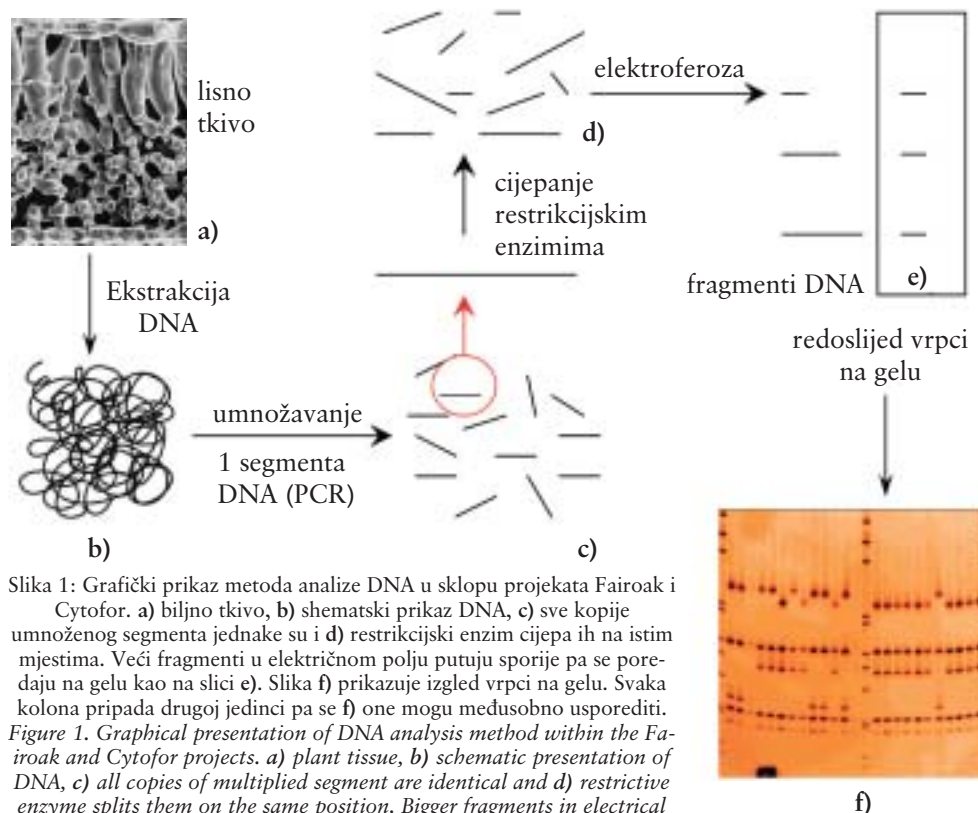
MATERIJAL I METODE

MATERIAL AND METHODS

Kao materijal za analizu korišteni su listovi ili vegetativni meristemi 22 šumske vrste (Cytofor), odnosno svih hrastova grupe *Quercus* u užem smislu (*Quercus*

sensu stricto). Uzimane su jedinke iz brojnih europskih populacija od Velike Britanije do Grčke, od Italije do Skandinavije. U sklopu projekta Cytofor analizirana je i populacija Medvednice (22 vrste), a u projekt Fairoak bilo je uključeno i 37 populacija, uglavnom kontinentalne hrvatske (hrast, većinom lužnjak).

Ovdje se navodi opći pregled korištenih metoda. Detalji se razlikuju za pojedine vrste i mogu se naći u literaturi. Ekstrahirana je ukupna DNA svake jedinke. Željene regije kloroplastne DNA umnožene su tehnikom lančane reakcije polimerazom (PCR), izborom odgovarajućih početnica (primers). Kod nekih vrsta umnožene su i kloroplastne mikrosatelitske regije (SSR – Simple Sequence Repeats). Dobiveni produkti pocijepani su restriksijskim enzimima. Restriksijski enzimi prepoznaju određena mjesta (sljed nukleotida) u DNA i cijepaju je samo na tim mjestima. Tako dobiveni fragmenti elektroforezom su razdvojeni obzirom na veličinu. Vrpce (fragmenti DNA) u gelu sjenčani su etidij-bromidom, čime su vidljivi pod UV-svjetlom. Grafički pregled metoda dan je na Slici 1.



Slika 1: Grafički prikaz metoda analize DNA u sklopu projekata Fairoak i Cytofor. a) biljno tkivo, b) shematski prikaz DNA, c) sve kopije umnoženog segmenta jednake su i d) restriksijski enzim cijepa ih na istim mjestima. Veći fragmenti u električnom polju putuju sporije pa se poređaju na gelu kao na slici e). Slika f) prikazuje izgled vrpce na gelu. Svaka kolona pripada drugoj jedinici pa se f) one mogu međusobno usporediti.
Figure 1. Graphical presentation of DNA analysis method within the Fairoak and Cytofor projects. a) plant tissue, b) schematic presentation of DNA, c) all copies of multiplied segment are identical and d) restrictive enzyme splits them on the same position. Bigger fragments in electrical field travel slower and thus line up on gel as shown in the figure e) Figure f) shows the bands on the gel. Each column belongs to a separate item and thus they can not be compared.

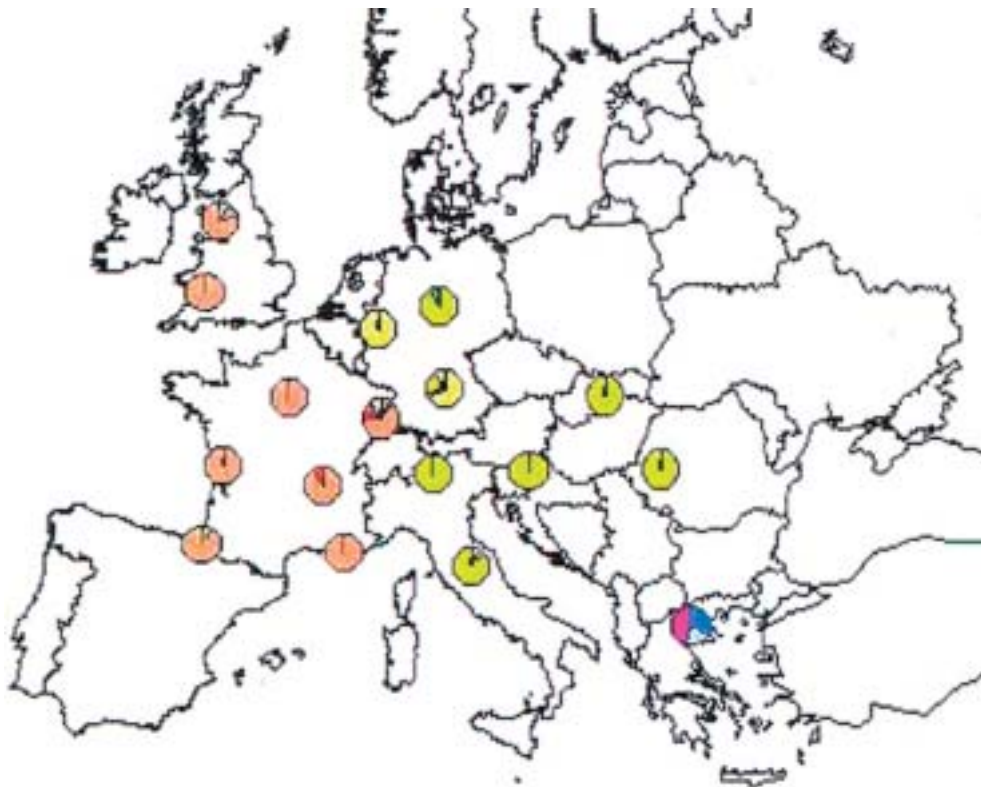
REZULTATI

RESULTS

Rezultati istraživanja prikazani su po pojedinim vrstama:

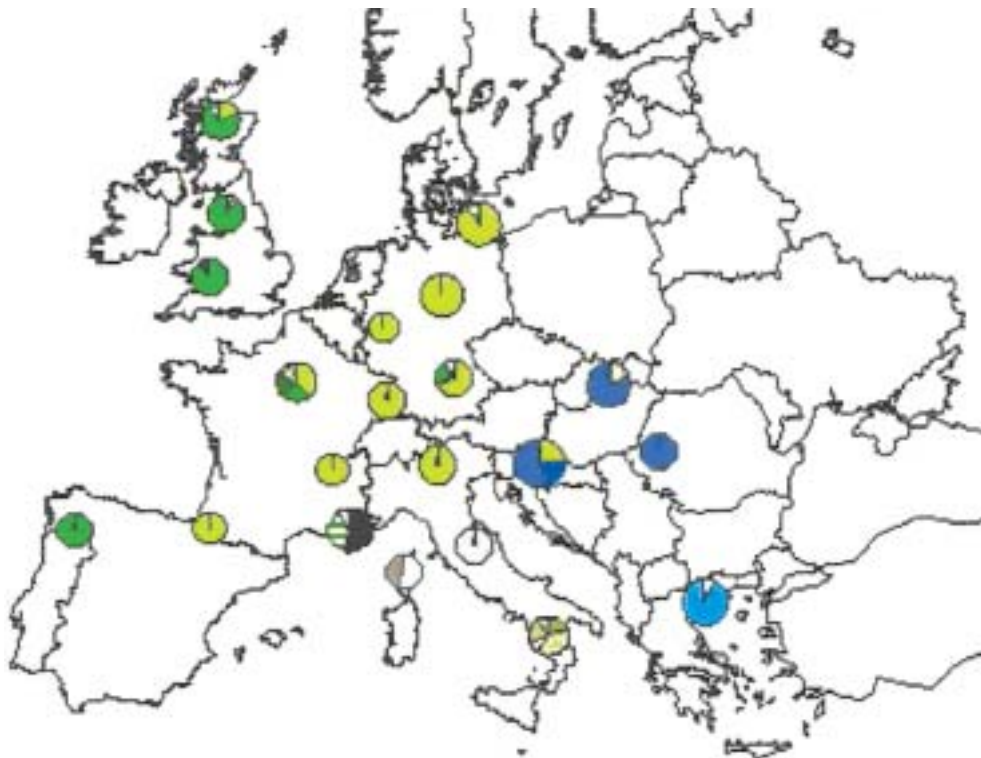
ACER CAMPESTRE - KLEN

U zapadnoj Europi (Francuska, Velika Britanija) nalazimo različite haplotipove od onih na istoku. Vjerojatno se radi o haplotipovima porijeklom iz Iberijskog pribježišta. Središnjim dijelom kontinenta rasprostranjen je haplotip, vjerojatno iz Apeninskog pribježišta ili s jugoistoka. Taj je haplotip nađen i u sjeverozapadnoj Hrvatskoj (populacija Medvednica). U Njemačkoj je nađen dodatni haplotip, nađen i kod jedne jedinke u Španjolskoj. Taj haplotip je nađen i u srodnoj vrsti *Acer platanoides*. To može ukazivati na hibridizaciju. Filogenetički udaljeni haplotipovi nađeni u Grčkoj ukazuju na introgresiju ili dugotrajnu izolaciju u pribježištu.



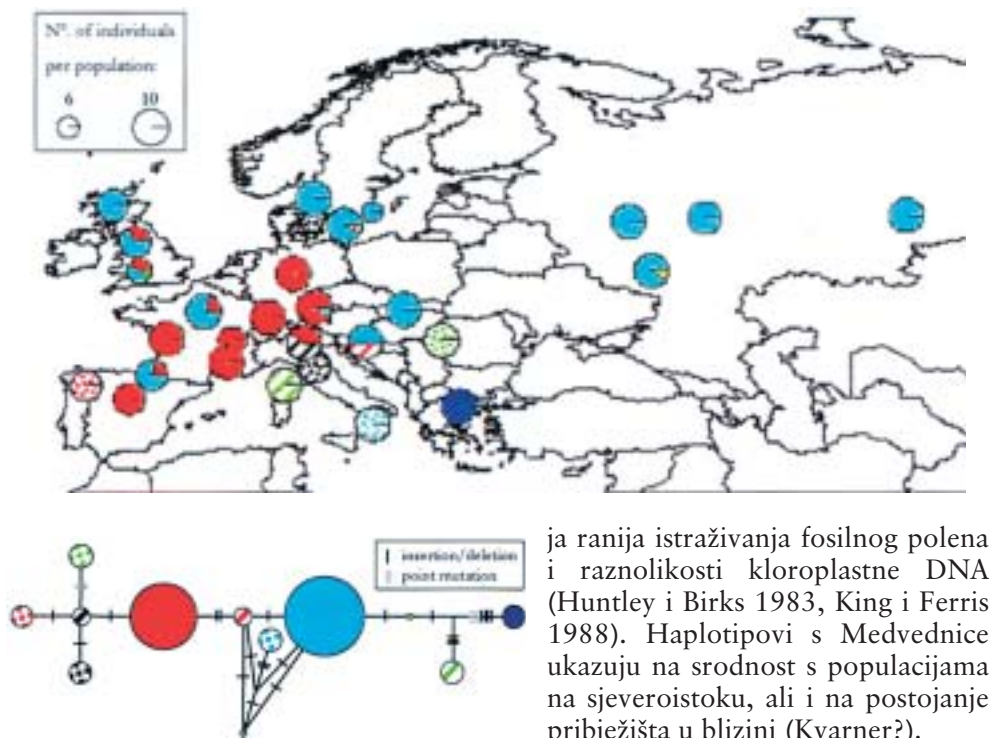
ACER PSEUDOPLATANUS – JAVOR

U južnoj i jugoistočnoj Europi nalazimo veliki broj haplotipova, dok u središnjoj i zapadnoj Europi dominira tek mali broj široko rasprostranjenih haplotipova. Smanjena raznolikost alela ili haplotipova u nedavno koloniziranim područjima, rezultat je opetovanih populacijskih uskih grla za vrijeme kolonizacije. To je također primjećeno kod nekoliko drugih biljnih i životinjskih vrsta. Prostorno ograničeni haplotipovi u jugoistočnoj Europi mogu biti indikatori prijenosa reproduktivnog materijala. Pretpostavlja se kako su haplotipovi pozicionirani u središnjem dijelu mreže na slici 3a precizno (ancestori) ostalih haplotipova. Oni su nađeni u južnoj Italiji, jugoistočnoj Francuskoj i Karpatima, područjima blizu pretpostavljenih pribježišta. Međutim, zapadna Europa kolonizirana je populacijama iz jugozapadnog Alpskog pribježišta, istočna Europa onima s Balkana, dok srednja Europa može predstavljati kontaktnu zonu između njih. Populacije s Korzike nositelji su udaljenih haplotipova, što se može objasniti dugotrajnom izolacijom. U populaciji Medvednica nađena je jedinka haplotipa porijeklom sa zapada (Alpe), dok je većina porijeklom s Karpata.



ALNUS GLUTINOSA – CRNA JOHA

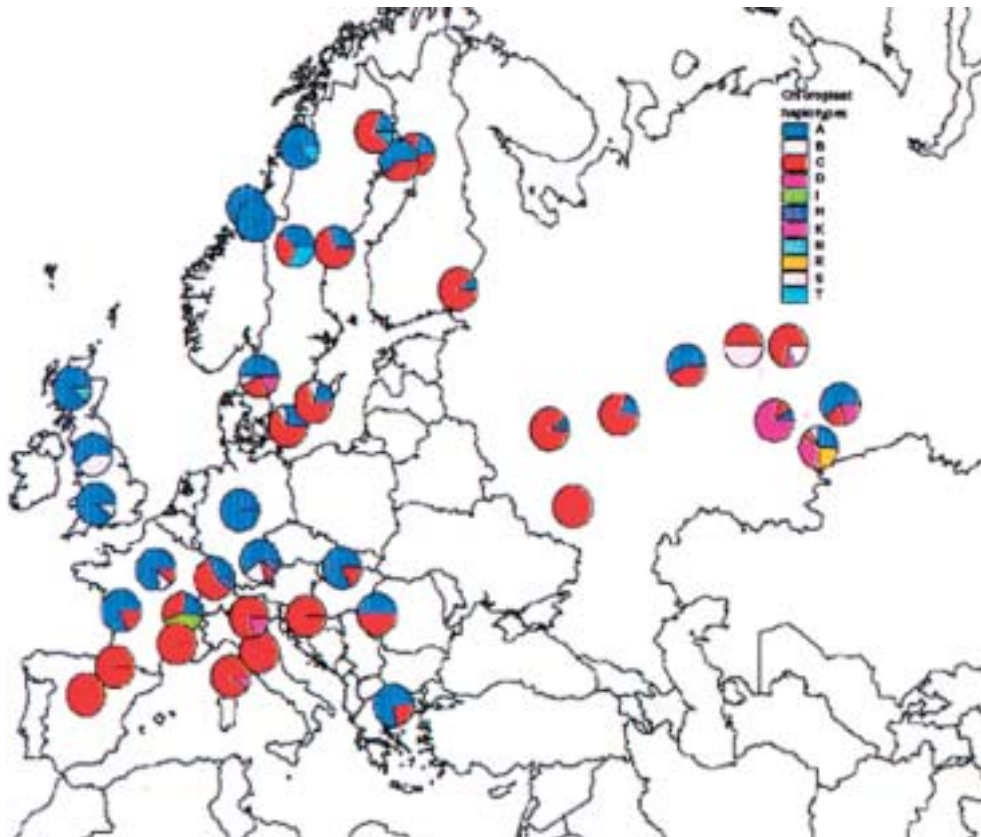
Čini se kako je joha imala mnoga lokalna pribježišta u južnoj Europi, iz kojih se nije širila krajem zadnje glacijacije. Ova južna pribježišta imaju visokodivergentne haplo-tipove. To sugerira da između njih nije bilo toka gena kroz nekoliko ciklusa glacijacije. Sjeverna Europa je kolonizirana iz dvaju različitih pribježišta, jednog lociranog u zapadnoj Rusiji i drugog u blizini Alpa, možda u nizinama južno i istočno od njih. Joha je bila sposobna brzo se širiti na zapad pri otapanju permafrosta. Unutarpopulacijska raznolikost vrlo je niska, jer je joha pionirska vrsta i ne regenerira se u uspostavljenim staništima. Ovaj rad podupire i razvi-



ja ranija istraživanja fosilnog polena i raznolikosti kloroplastne DNA (Huntley i Birks 1983, King i Ferris 1988). Haplotipovi s Medvednice ukazuju na srodnost s populacijama na sjeveroistoku, ali i na postojanje pribježišta u blizini (Kvarner?).

BETULA PENDULA – OBIČNA BREZA

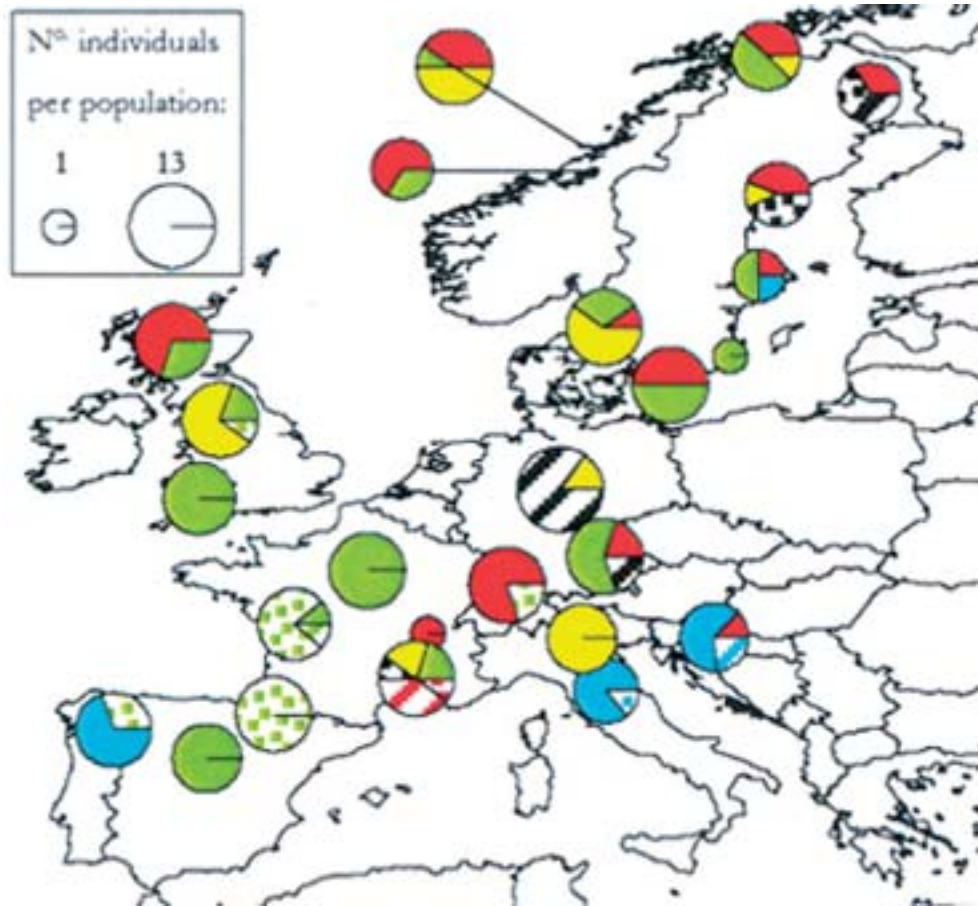
Ima više zanimljivih svojstava geografske distribucije haplotipova breze. Prvo, vrlo je mala varijabilnost u Španjolskoj i Italiji, većina varijabilnosti nađena je sjeverno od Alpa, u Švedskoj i dijelovima Rusije. I pelud i makrofosili pokazuju kako je breza bila prisutna na relativno velikim geografskim širinama, čak i za maksimuma glacijacije. Visoka varijabilnost u srednjoj Europi može dakle biti objašnjena postojanjem tih populacija s relativno velikim brojem jedinki za vrijeme glacijalnog maksimuma. Većina istočnih Ruskih populacija može biti objašnjena na jednak način: stare, velike populacije. Populacije južno od Alpa, su s druge strane



možda bile male i izolirane od sjevernijih, djelomice kao posljedica kompetitivnije okoline za brezu. Visoku varijabilnost u Švedskoj teže je objasniti, jer su Švedske populacije najmlađe. Jedno objašnjenje je kolonizacija ovog područja i s juga i s istoka. Činjenica da je haplotip D nađen u južnoj Švedskoj i Rusiji, ali nigdje drugdje podupire ovu hipotezu. Činjenica da jedinke različitih vrsta roda *Betula* dijele lokalne haplotipove, ukazuje na tok gena između vrsta. Dakle, dio varijacija kod *Betula pendula* može biti objašnjen hibridizacijom s *B. nana* i *B. pubescens*, čija učestalost raste s padom temperature.

CALLUNA VULGARIS - VRIJES

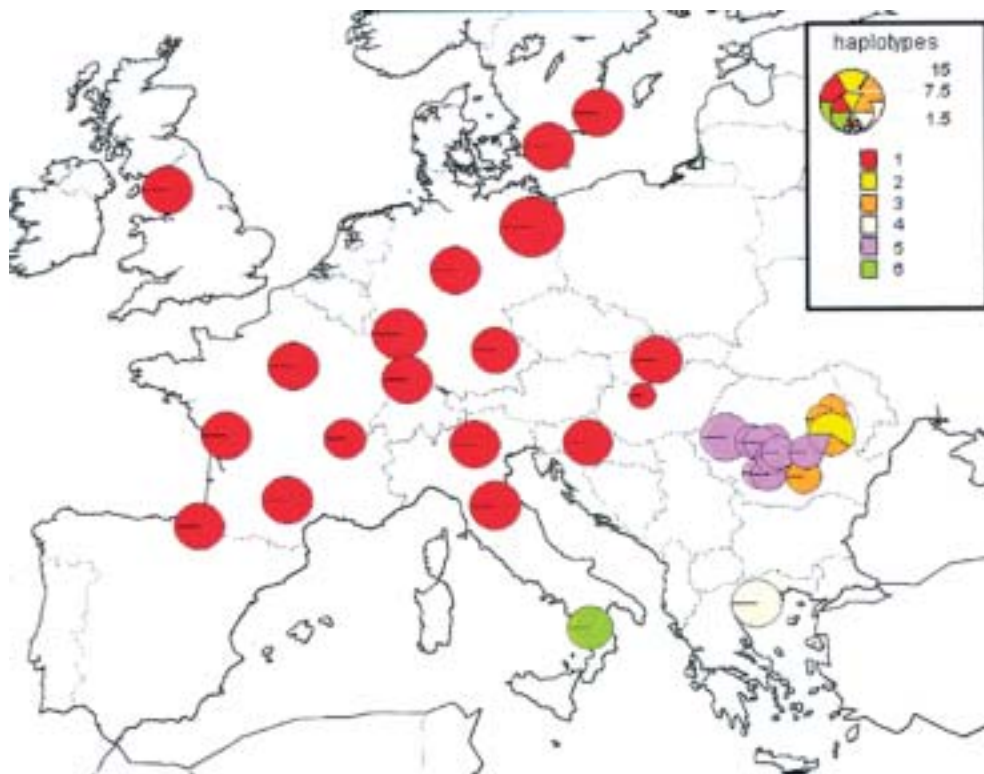
Visoka razina varijabilnosti detektirana je u populacijama *Calluna vulgaris* i većina haplotipova je rasprostranjena cijelom Europom. Sjeverne i južne populacije razlikuju se u razini populacijske diferencijacije, ali ne varijabilnosti. Niži Gst na sjeveru ukazuje na višu razinu toka sjemena, jer je sjeme dalje putovalo otvorenim, vjetrovitim prostorima sjevernih staništa. Interpretirano u svjetlu podataka



prijašnjih alozimskih istraživanja (Mahy i dr. 1997, Mahy i dr. 1999) i središnjih zapisa o fosilnom polenu (Huntley i Birks 1983), rezultati sugeriraju kako su glavna glacijalna pribežišta vjeka bila u južnoj kontinentalnoj Europi, uključujući sjevernu Španjolsku, Pirineje i Massif Central u Francuskoj. Također postoje dokazi za difuzni opstanak sjevernije, moguće uključujući Britanske otoke.

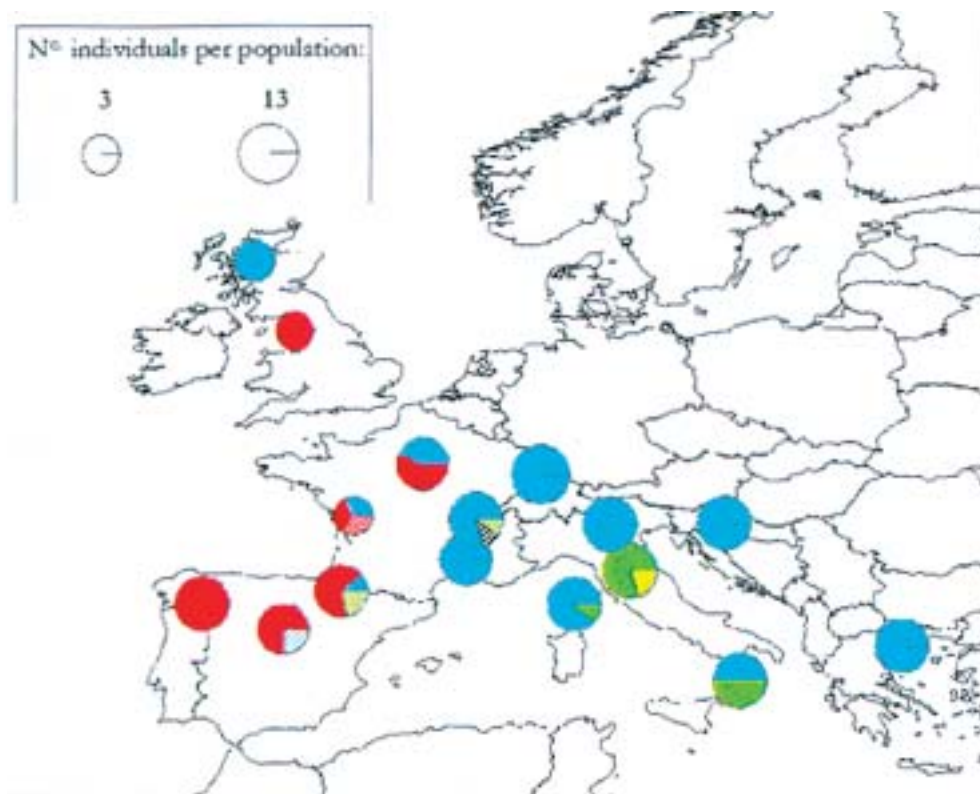
CARPINUS BETULUS – OBIČNI GRAB

Grab pokazuje vrlo nisku razinu diferencijacije i geografske strukturiranosti. gotovo sve populacije fiksirane su za jedan haplotip. Jedan haplotip je prisutan u cijeloj zapadnoj Europi. Geografski uzorak graba sličan je uzorku bukve (Demesure i dr. 1996), s visokom raznolikošću na istoku prema vrlo maloj raznolikosti na zapadu. Dio ove raznolikosti mogle bi se objasniti potencijalnim križanjem s vrstom *Carpinus orientalis*, ali to još treba istražiti. Dva pribežišta su bila na Apeninskom poluotoku i na Balkanu. Populacija Medvednice odgovara populacijama zapadne Europe i Apeninskog je porijekla.



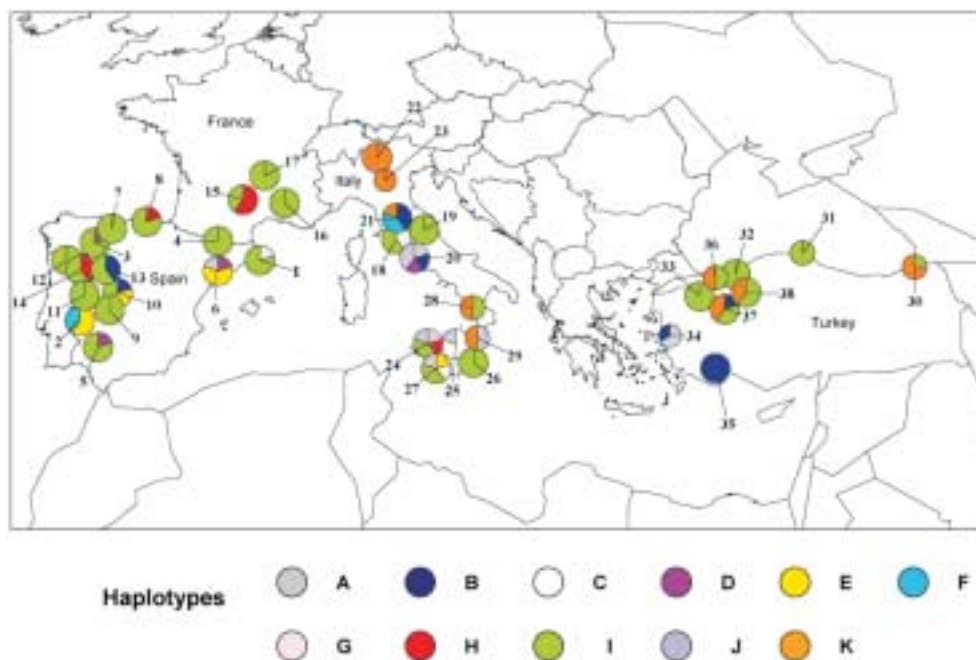
ILEX AQUIFOLIUM - BOŽIKOVINA

Božikovina je imala najmanje dva glacialna pribježišta, na Iberijskom i Apeninskom poluotoku. Na Balkanskom poluotoku također je moglo postojati pribježište, iako je to područje moglo biti kolonizirano s Apeninskog poluotoka, potpomognuto nižom razinom Jadranskog mora za vrijeme ranog Holocena. Zapadna Francuska je drugo moguće pribježište. Usporedba geografske distribucije haplotipova i mreže haplotipova sugerira da se diferencijacija najčešćih haplotipova dogodila prije njihove sadašnje distribucije. Rjeđi haplotipovi mogu predstavljati relativno nedavne mutacije, uglavnom u mikrosatelitskim regijama kloroplastnog genoma. Nije bilo drugih publiciranih istraživanja molekularne varijabilnosti božikovine, a palinološki podaci su oskudni, jer se polen širi insektima i producira u malim količinama.



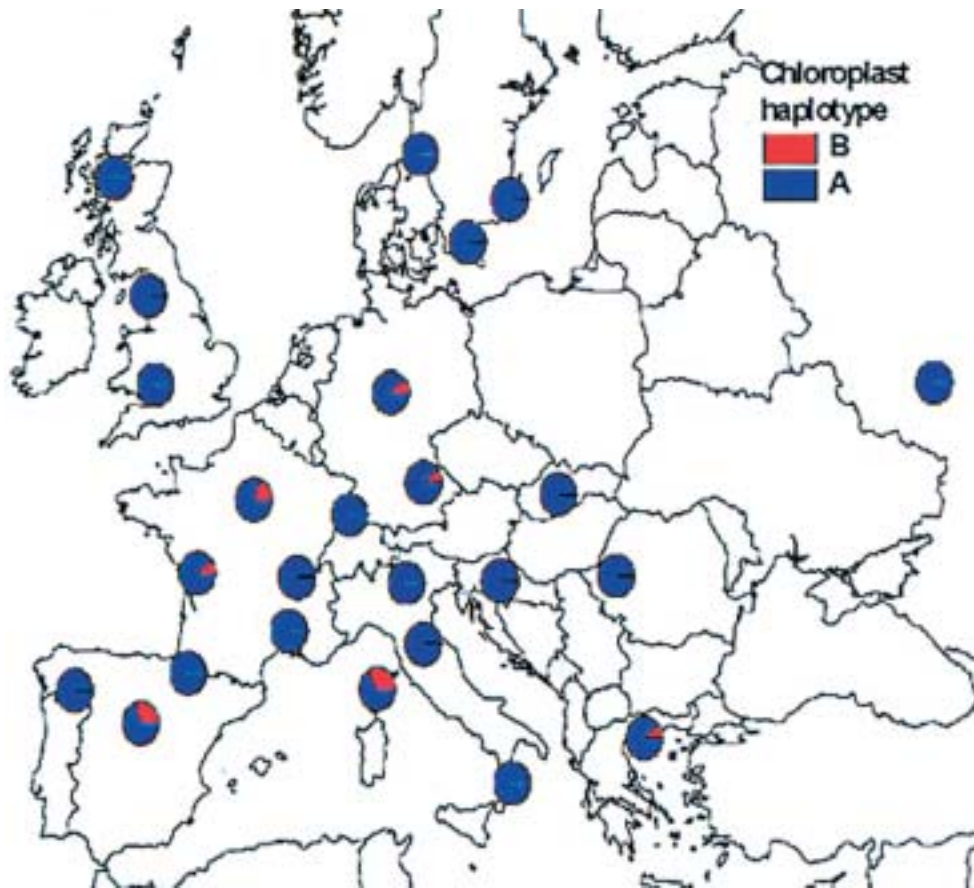
CASTANEA SATIVA – PITOMI KESTEN

U istraživanjima Fineschi i dr. (2000) analizirano je 9 fragmenata kloroplastne i jedan mitohondrijske DNA. Otkrivena su tri polimorfna fragmenta, na osnovi kojih je detektirano 11 haplotipova. Najčešći je haplotip I zastupljen s 56 % jedinki. Nađen je u svim istraživanim područjima osim jugozapadne Turske te je sadržan u 28 od 38 populacija. Haplotip K zastupljen je s 12% jedinki, dok je zastupljenost ostalih haplotipova 2 do 7 posto. Od rjeđe zastupljenih haplotipova, samo je haplotip B široko rasprostranjen. Haplotipovi A i K nađeni u središnjem i istočnom dijelu sjevernog Sredozemlja i vjerojatno potječe iz pribježišta u Turskoj. Ostali haplotipovi (D, E, F, G, H, J) nađeni u zapadnom i središnjem dijelu, vjerojatno su porijeklom iz Iberijskog pribježišta. Haplotip C nađen je samo u jednoj populaciji na Siciliji.



CORYLUS AVELLANA - LIJESKA

Dva haplotipa nađena PCR-RFLP-om kod *Corylus avellana* razlikuju se u nekoliko kloroplastnih regija koje su proučavane i te razlike odgovaraju haplotipu nađenom u vrsti *Corylus maxima*. To pokazuje da haplotip B nije nativan *C. avellana*, nego potječe iz *C. maxima*, vrste koja je autohtona u jugoistočnoj Europi i Turskoj. Neki od kultiviranih varijeteta *Corylusa* vjerojatno potječu od *C. maxi-*



ma, tako da je do prijenosa moglo doći bilo direktno od *C. maxima* bilo indirektno preko kultiviranih oblika. Kako *C. avellana* treba prilično toplu klimu za uspijevanje, čini se logičnim pretpostaviti da je posljednje ledeno doba provela u pribježištima južne Europe. Je li se tada širila iz jednog ili nekoliko pribježišta teško je procijeniti iz PCR-RFLP podataka, ali mikrosateliti upotrebljeni na samo šest populacija daju rješenje. Dva haplotipa nađena RFLP-om identificirana su i mikrosatelitima, ali je nađen treći haplotip u Italiji, upućujući na to da se lijeska nije širila preko Alpa nakon zadnje oledbe. S druge strane, haplotipovi nađeni u Španjolskoj isti su kao u ostatku Europe. I Španjolska je dakle potencijalno izvorište kolinizacije za sjeverne populacije.

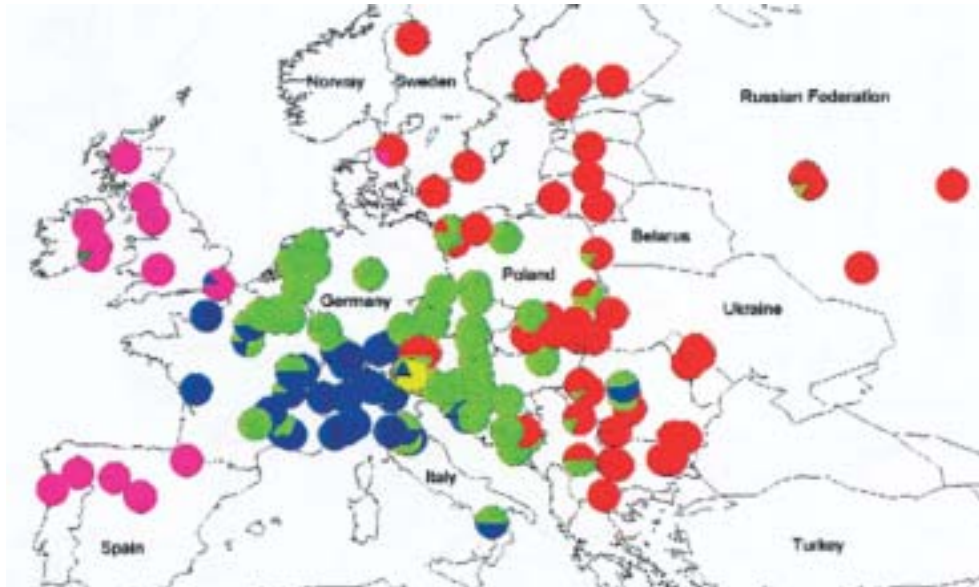
FAGUS SYLVATICA – OBIČNA BUKVA

Bukva pokazuje visoku razinu genetičke diferencijacije između populacija. Detektirane su dvije glavne grupe haplotipova: jedna porijeklom iz Apeninskog pribježišta i druga iz Balkanskog. Najčešći haplotip je rasprostranjen od Španjolske, preko sjeverne Europe do Crnog mora. Taj haplotip prisutan je također u sjevernoj Italiji. Analiza dodatnih populacija potvrdila je gore navedeno i otkrila prisustvo područja karakteriziranog visokom haplotipskom varijabilnošću lokaliziranom na Balkanskom poluotoku. Haplotipovi nađeni na Apeninskom poluotoku nađeni su i na Korzici. Haplotipovi nađeni na Balkanskom poluotoku i u Turskoj visoko su divergentni. Neki smatraju da bi to mogao biti utjecaj introgresije (razmjene gena) s *Fagus orientalis*.



FRAXINUS SP. - JASEN

Distribucija haplotipova u Europi odražava moguću povijest ove vrste u razdoblju nakon oledbe. Podaci o peludu (Huntley i Birks 1983) predlažu postojanje triju glavnih pribježišta u Europi za vrijeme zadnje glacijacije: Apeninski poluotok, Alpe i Balkanski poluotok. Čini se kako genetički podaci potvrđuju prisustvo triju pribježišta: dodatni različiti haplotip nađen je na Iberijskom poluotoku i u Velikoj Britaniji, upućujući na postojanje dodatnog pribježišta. *Fraxinus angustifolia* dijeli sve haplotipove s *Fraxinus excelsior*, sugerirajući moguću introgresiju. S druge strane, u *Fraxinus ornus* su detektirani samo *Fraxinus ornus* različiti haplotipovi, specifični za tu vrstu. U svim trima vrstama genetska diferencijacija



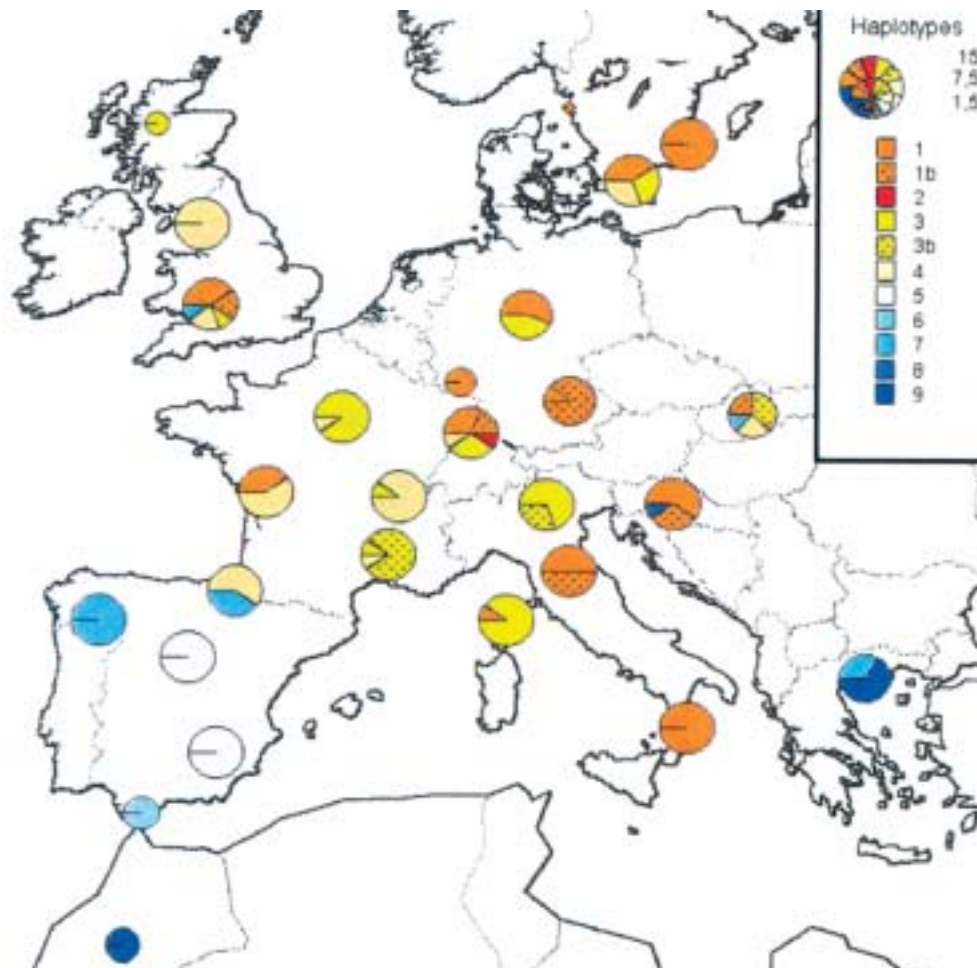
među populacijama je procijenjena na više od 90%. Kontaktna zona identificirana je u Francuskoj, Poljskoj i na Balkanskom poluotoku. U nekim slučajevima identificirane *Fraxinus ornus* su alohtone vrste.

FRAXINUS EXCELSIOR



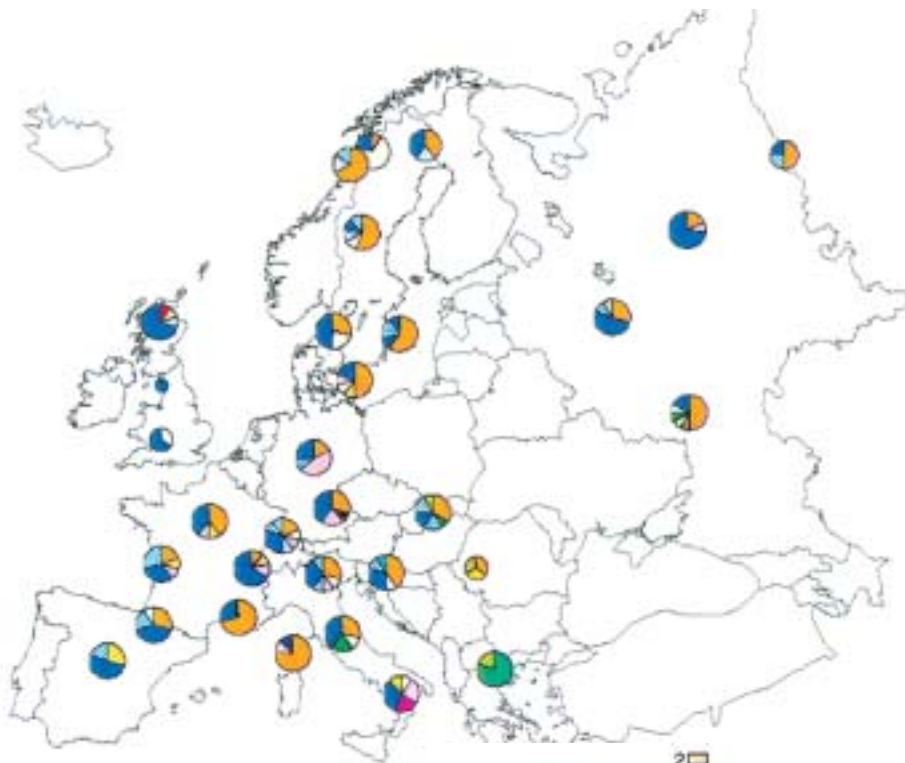
HEDERA HELIX - BRŠLJAN

Bršljan ima određenu razinu unutarpopulacijske varijabilnosti. Unatoč tome, ova vrsta ima jasnu geografsku strukturu s dvama osnovnim svojstvima. PCR-RFLP haplotipovi 7 i 9 (detektirani lančanom reakcijom polimerazom – PCR i polimorfizmom restrikcijskih fragmenata – RFLP) distribuirani su i na jugozapadu (Maroko i Španjolska) i na Balkanu (iako su proučavanja sljeda nukleotida pokazala da su ti haplotipovi različiti). Drugo, južne populacije često su fiksirane za neki haplotip, naspram onih na sjeveru. Do miješanja haplotipova moglo je doći tijekom migracije. U populaciji Medvednice nađeni su haplotipovi koji su nađeni na Apeninskom poluotoku te jedna jedinka haplotipa 9.

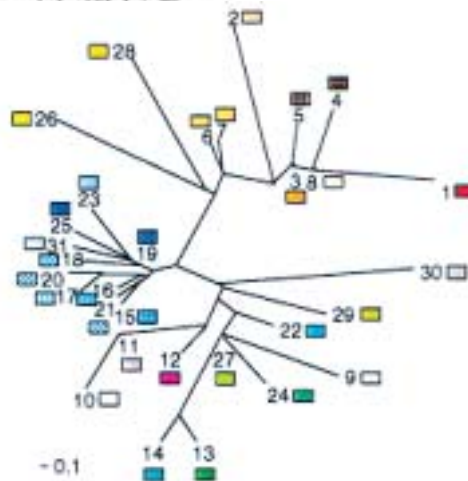


POPULUS TREMULA - TREPETLJKA

Haplotipovi trepetljike izrazito su rasprostranjeni, kao rezultat sposobnosti disperzije sjemena i kratkog životnog ciklusa ove pionirske vrste. Umjerena diferencijacija primijećena je samo u jugoistočnoj Europi, gdje vrsta nije kontinuirano



distribuirana. Bogatstvo haplotipova može biti posljedica preživljavanja ledenog doba u brojnim izoliranim pribježištima, u kombinaciji s velikim brojem akumuliranih mutacija, kao posljedicom velikog broja generacija od zadnje glacijacije. Filogenetička analiza rezultira u trima skupinama genotipova. Grupa „plavih“ haplotipova predstavlja najstarije tipove, kao što pokazuje njihova donja pozicija u mreži, što dobro odgovara njihovoj širokoj rasprostranjenosti.



PRUNUS AVIUM – DIVLJA TREŠNJA

Samo jedan haplotip (H3) čest je i rasprostranjen. Odsutnost filogenetičke strukture može biti posljedica intenzivnog toka gena sjemenom između populacija. Antropogeni doprinos širenju gena sjemenom veći je u slučaju drveća s jestivim plodovima, kao kod pitomog kestena, *Castanea sativa* (Fineschi i dr. 2000).



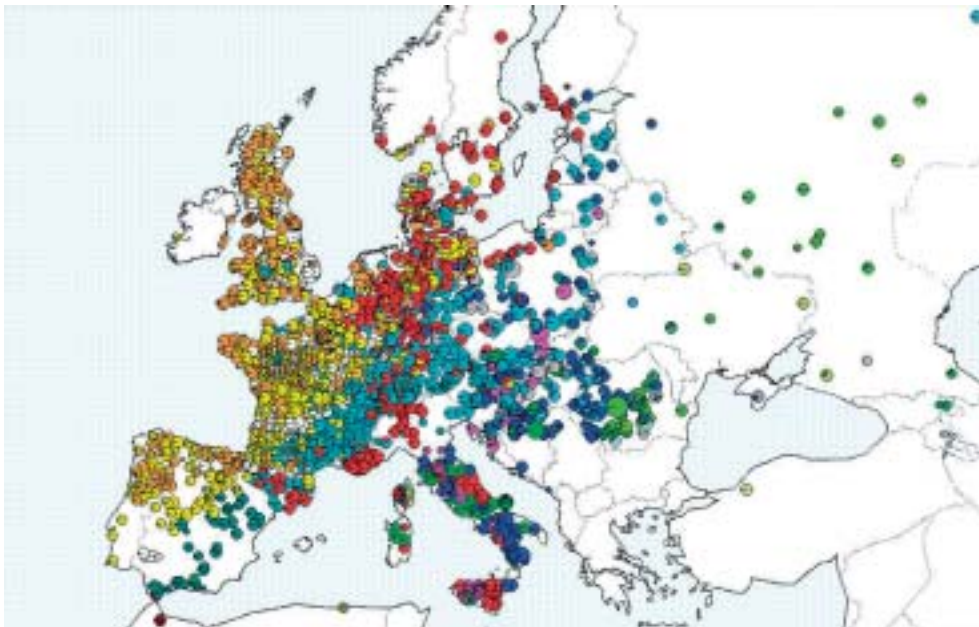
PRUNUS SPINOSA – CRNI TRN

Detektirana je vrlo velika varijabilnost cpDNA. Brza izmjena generacija, i stoga veća vjerojatnost fiksiranja mutacija u sljedećim generacijama može doprinosti ovoj velikoj varijabilnosti u cpDNA. Samo jedan haplotip (H31) čest je i geografski raširen. Primijećeno je neslaganje između filogenije haplotipova i njihove geografske raspodjele. Odsutnost filogeografske strukture može biti posljedica ekstenzivnog toka gena sjemenom.



QUERCUS SP. - HRAST

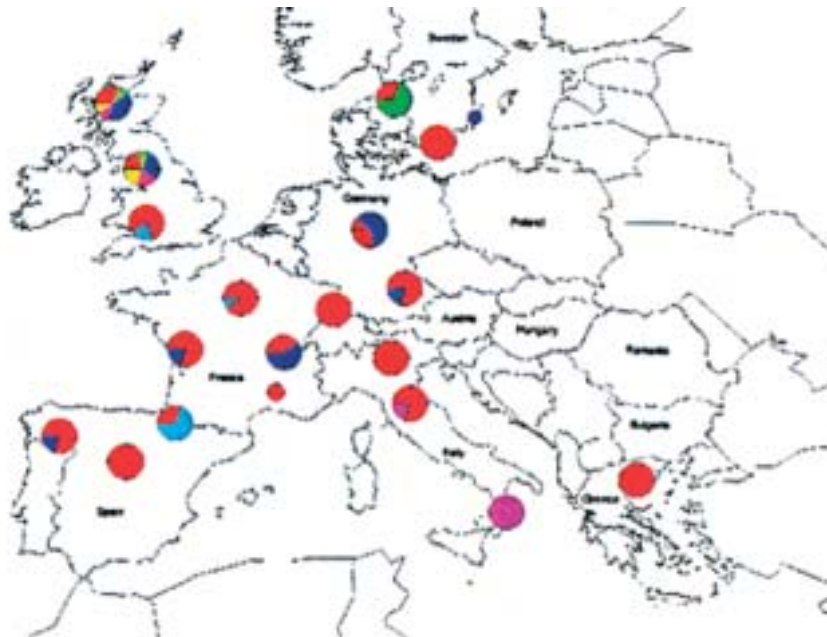
U sklopu projekta Cytofor analiziran je hrast lužnjak iz istih populacija kao za druge vrste, kako bi se omogućila usporedba distribucije njegovih haplotipova s distribucijom haplotipova ostalih vrsta. Hrastovi grupe *Quercus* u užem smislu



detaljno su obrađeni u sklopu projekta Fairoak (FAIR PL95-0297). Lijevi prikaz pokazuje raspodjelu haplotipova proizašlih iz tog projekta. U međuvremenu analizirane su populacije Grčke i Bugarske, a analiza preostalih Balkanskih populacija je u toku. Identificirana su tri glavna primarna pribježišta hrastova ove grupe: na Iberijskom poluotoku – haplotipovi prisutni u zapadnoj Europi, Apeninskom poluotoku – haplotipovi prisutni u središnjem dijelu kontinenta te Balkanskom poluotoku – haplotipovi prisutni na istoku. U Hrvatskoj se stječu haplotipovi iz svih triju pribježišta (Slade i dr. 2000; Bordacs i dr. 2002).

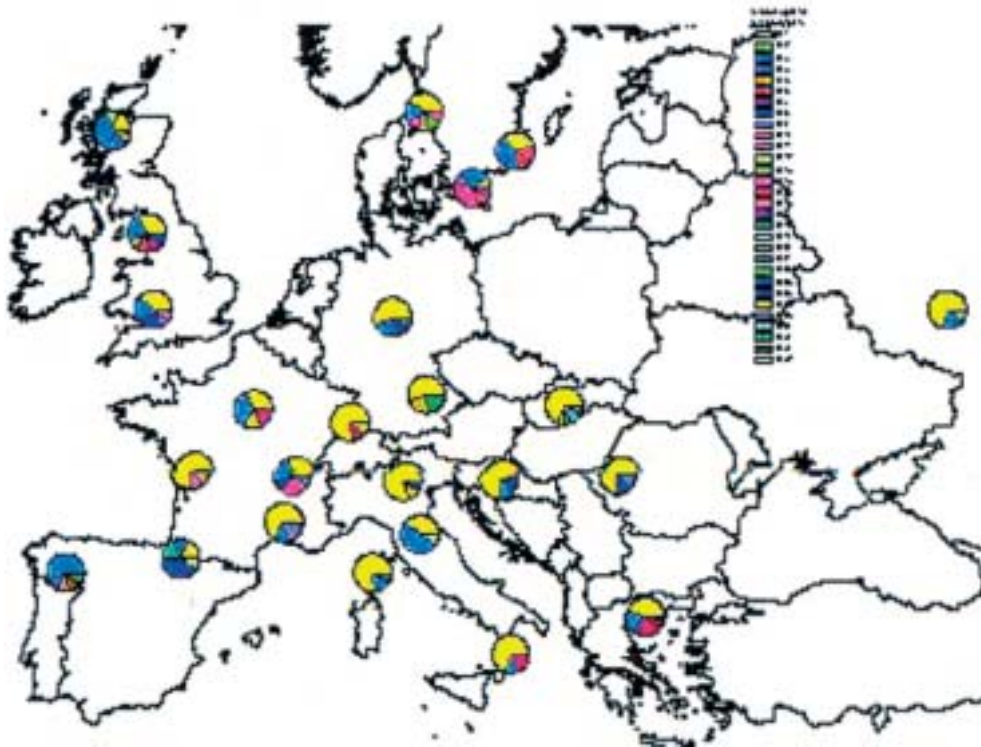
RUBUS FRUTICOSUS - KUPINA

Primijećena je visoka razina haplotipske unutarpopulacijske varijabilnosti. Vrlo divergentni haplotipovi nađeni su zajedno, unutar populacija. Niska razina genetičke diferencijacije tipična je za vrste čije se sjeme prenosi životinjama. Jedinke različitih vrsta (*R. fruticosus*, *R. ulmifolius*, *R. cesius*) dijele iste haplotipove. U populacijama klasificiranim kao *Rubus ulmifolius* i *Rubus cesius* bila je niska genetska diferencijacija između populacija ($G_{st} < 30\%$).



SALIX CAPREA – VRBA IVA

Kod vrbe ive nije nađena jasna geografska struktura, jer ne samo da su česti i stariji haplotipovi široko rasprostranjeni, nego su to čak i rjeđi haplotipovi. To pokazuje da nije bilo većih barijera koje bi sprječavale tok gena Europom. Geografska distribucija genetičke varijabilnosti je iznenađujuća. Očekivala bi se viša razina varijabilnosti starijih populacija. Međutim, u slučaju *S. caprea* područja s najvećom varijabilnošću su u Švedskoj, Velikoj Britaniji i na Iberijskom poluotoku. Švedska i Velika Britanija definitivno ne mogu biti stare populacije, jer su bile pod ledom za vrijeme zadnje glacijacije. Dakle, što može biti uzrok takvog uzorka? Jedan razlog bi mogao biti prisustvo istih haplotipova među različitim vrstama. To ukazuje da se hibridizacija događa između nekoliko vrsta *Salix* i da se geni mogu prenositi s jedne vrste na drugu. Poznato je da učestalost hibridizacije može varirati s klimom i možda je veća varijabilnost nađena na sjeveru istraživanog područja uzrokovana intenzivnijim tokom gena među vrstama. Alternativno uzrok može biti gubitak varijabilnosti u izvorišnim populacijama u južnoj i srednjoj Europi, kao posljedica smanjenja veličine populacija, kad je klima postala toplija i kompeticija s drugim vrstama jača.



SORBUS TORMINALIS - BREKINJA

Kod brekinje široku distribuciju haplotipova i odsutnost filogeografske strukture pokušalo se pripisati intenzivnom prijenosu gena sjemenom između populacija. Pokazano je da kod hrastova i drugih klimaksnih vrsta postglacijalna kolonizacija prouzročuje tipičan uzorak filogeografske strukture koji je još vidljiv u današnjoj raspodjeli raznolikosti cpDNA. Ti su uzorci karakterizirani organizacijom raznolikosti kloroplastne DNA duž puteva rekolonizacije. Intenzivno kretanje sjemena od zadnje rekolonizacije možda je prebrisalo geografsku strukturu. Utjecaj prjenosa sjemena naglašen je relativno velikim brojem generacija od zadnje oledbe. Brekinja dostiže zrelost u prosjeku u 30. godini, dok je to preko 60 godina kod hrastova i bukve.



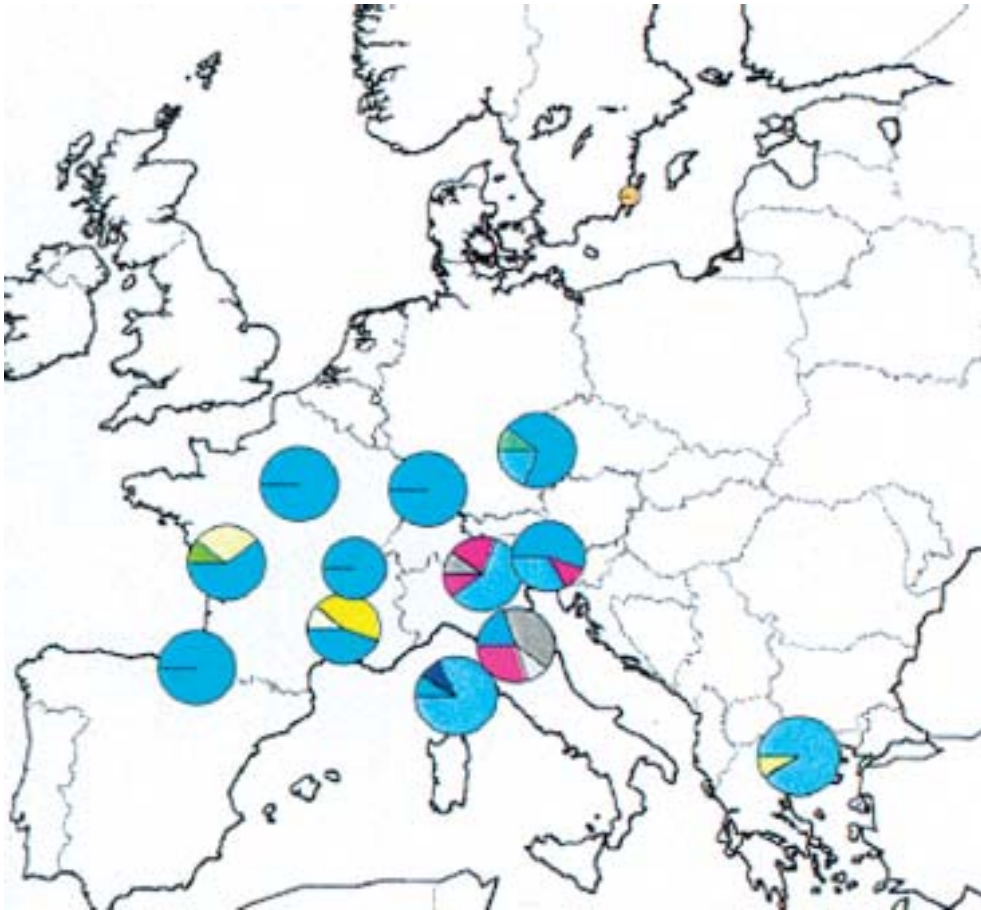
TILIA CORDATA – MALOLISNA LIPA

Oko 50% populacija malolisne lipe pokazuje haplotipsku varijabilnost unutar populacije. Genetička diferencijacija između populacija relativno je niska. Mogu se razlikovati tri najčešća haplotipa: jedan je glavninom rasprostranjen u Švedskoj i Velikoj Britaniji, drugi u Italiji i srednjoj-zapadnoj Europi, treći u srednjoj-istočnoj Europi. *T. platyphyllos* dijeli dva od 18 haplotipova s *T. cordata*, kao posljedica introgresije.



ULMUS MINOR – POLJSKI BRIJEST

Čini se da brijest ima nekoliko pribježišta u južnoj Europi: Španjolskoj, Italiji i na Balkanu. Zapadni dio Europe do Švedske rekoloniziran je iz Iberijskog pribježišta. Brijest iz istočne Europe dolazi iz Italije i s Balkana. Smjerovi kolonizacije brijesta su gotovo isti kao za hrastove. Ukupna populacijska raznolikost visoka je u skladu s činjenicom da su brijestovi pogođeni holandskom bolešću, što im izrazito smanjuje broj. Ovi podaci pokazuju filogeografsku strukturu povezanu s postglacijalnom rekolonizacijom iz triju glavnih pribježišta: južna Iberija, južna Italija i južni Balkan. Ovaj rad nije u potpunosti poduprt istraživanjem fosilnog peluda. U stvari, mape fosilnog peluda ne pokazuju pribježišta u južnoj Španjolskoj, naspram molekularnih podataka.



RASPRAVA I ZAKLJUČCI

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Kod istraživanih vrsta u ovom radu u pravilu u jednoj populaciji nalazimo mali broj genotipova (haplotipova) kloroplastne DNA, najčešće jedan do dva, rijetko tri. To je posljedica nasljeđivanja kloroplasta isključivo po ženskoj liniji kod proučavanih biljaka. Dakle možemo reći kako se kloroplast (i njegov genom) nasljeđuju klonski od majčinske biljke. Jedina pokretna faza u njihovom širenju je sjeme pa širenje haplotipova izvan populacije ovisi o efikasnosti širenja sjemena na veće udaljenosti. Velik broj haplotipova unutar populacije u pravilu se javlja u plantažama u koje je čovjek unosio sadni materijal ili sjeme iz različitih populacija. Također, veći broj haplotipova nalazimo u populacijama na područjima preklapanja različitih haplotipova.

Haplotipovi pokazuju različitu prostornu raspodjelu, ovisno o vrsti. Oni mogu biti:

- 1) Jasno geografski strukturirani, odražavajući širenje vrste nakon ledenog doba (glacijacije). Tada u svakom pribježištu nalazimo druge haplotipove, koje nalazimo duž prostora kojim se vrsta širila iz tog pribježišta (hrast, jasen)
- 2) Geografski strukturirani, ali njihova distribucija ne ukazuje ili ne ukazuje jasno na postojanje pribježišta i ne odražava smjerove kolonizacije. Takva je raspodjela česta kod vrsta hladnijih staništa (breza) koje u vrijeme glacijacije nisu imale klasična pribježišta, već je njihov područje rasprostranjenosti i tada sezalo dalje na sjever.
- 3) Nema geografske strukture, haplotipovi su izmješani u cijelom području rasprostranjenosti vrste. Ovakvu raspodjelu imaju vrste pod velikim utjecajem čovjeka, koje su u prošlosti prenošene na velike geografske udaljenosti (trešnja i druge voćkarice)

Kod nekih vrsta, kao što su lijeska i trešnja, jedan haplotip je čest i rasprostranjen, dok su ostali prisutni u manjem broju i lokalnog karaktera. Kod pionirskih i brzorazmnožavajućih vrsta (trepetljika, bršljan, crni trn) nalazimo veliki broj haplotipova.

LITERATURA

REFERENCES

- Bordacs, S., F. Popescu, D. Slade, U.M. Csaikl, I. Lesur, A. Borovics, P. Kezdy, A.O. König, D. Gömöry, S. Brewer, K. Burg, R.J. Petit, 2002: Chloroplast DNA variation of white oaks in northern Balkans and in the Carpathian Basin. *Forest Ecology and Management*, 156, 197-209.
- Demesure, B., B. Comps, R.J. Petit 1996: chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 50, 2515-2520.
- Fineschi, S., D. Turchini, F. Villani, G.G. Vendramin, 2000: Chloroplast DNA polymorphism reveals little geographic structuration in *Castanea sativa* Mill. Throughout southern European countries. *Molecular Ecology* 9: 1495-1503.
- Huntley B. and Birks H.J.B., 1983: An Atlas of past and present pollen maps of Europe: 0-13000 years ago. Cambridge University Press.
- King RA and Ferris C., 1998: Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology*, 7, 1151-1161.
- Mahy G., Ennos Ra, Jacquemart AL 1999: Allozyme variation and genetic structure of *Calluna vulgaris* (heather) populations in Schotland: the effect of postglacial recolonization. *Heredity*, 82, 654-660.
- Mahy G., Vekemans X., Jacquemart AL, De Sloover JR, 1997: Allozyme diversity and genetic structure in South-Western populations of heather, *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 137, 325-334.
- Slade, D., R.J. Petit, J. Gračan, T. Littvay, 2000: Genetic cartography of Oak populations in Croatia based on Cp DNA markers, 7. Hrvatski biološki kongres s međunarodnim sudjelovanjem, Postersko izlaganje, Zbornik radova, (40), Hvar.

*GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF HAPLOTYPES OF FOREST TREES
AND SHRUBS IN EUROPE*

Summary

Through few European projects, cpDNA of many populations of forest trees and shrubs were analysed. In different species, different numbers of haplotypes were detected, with different distribution within and between populations, reflecting the past of the species, rate of colonisation and ecological requests. Influence of man is visible as well, especially in agriculturally important species. This article presents an overview of haplotypes among species.

Key words: haplotypes, cpDNA, geographic distribution