

Izvorni znanstveni članak
Original scientific paper

Prispjelo - *Received*: 19. 10. 2017.
Prihvaćeno - *Accepted*: 19. 10. 2017.

Željko Škvorc¹✉, Martina Prugovečki², Zvonimir Užarević³,
Saša Bogdan¹, Mladen Ivanković⁴, Krunoslav Sever¹,
Ida Katičić Bogdan¹, Daniel Krstonošić¹, Ivana Kovač¹, Jozo Franjić¹

UTJECAJ STANIŠTA NA ANATOMSKU GRAĐU LISTA HRASTA LUŽNJAKA (*QUERCUS ROBUR* L.) U POKUSNIM NASADIMA KOŠKA I VRBANJA

*THE INFLUENCE OF HABITAT ON PEDUNCULATE OAK
(QUERCUS ROBUR L.) LEAF ANATOMY
IN THE FIELD TRIALS KOŠKA AND VRBANJA*

SAŽETAK

U radu je istraživana varijabilnost atomske građe listova šest hrvatskih populacija hrasta lužnjaka u pokusnim nasadima Koška i Vrbanja. Cilj rada bio je utvrditi razlike u atomskoj građi listova s obzirom na vlažnost pokusnog nasada, kao i vlažnost staništa iz kojega potječu istraživane populacije. Uzorkovani su listovi s pet jedinki iz svake od šest populacija iz oba pokusna nasada. Jedinke rastle na pokusnoj plohi Koška odlikuju se prosječno debljom donjom epidermom, debljim slojem palisadnoga parenhima, manjom masom suhe tvari lista i većom specifičnom lisnom površinom. Ovi rezultati su odraz reakcije u atomskoj građi lista na sušne uvjete na pokusnoj plohi Koška u odnosu na nešto vlažnije uvjete na pokusnoj plohi Vrbanja. Razlike u atomskoj građi lista između dva različita tipa staništa s kojega potječu istraživane populacije (greda, niza) su vrlo male, a očituju se u nešto jačoj reakciji na sušne uvjete kod jedinki podrijetlom s vlažnijih staništa (niza).

Ključne riječi: Anatomija lista, vlažnost staništa, okolišni čimbenici, parenhim, epiderma.

¹ Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zavod za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku, Svetušimunska 25, Hr-10000, Zagreb, Hrvatska

² Globočec 25, HR-49246 Marija Bistrica, Hrvatska

³ Fakultet za odgojne i obrazovne znanosti, Sveučilište J. J. Strossmayera u Osijeku, Ulica cara Hadrijana 10, HR-31000 Osijek, Hrvatska

⁴ Hrvatski šumarski institut, Cvjetno naselje 41, HR-10450 Jastrebarsko, Hrvatska.

✉ Dospisni autor/Corresponding author: skvorc@sumfak.hr

UVOD

INTRODUCTION

Hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) je u ekološkom i gospodarskom smislu izrazito važna vrsta koja je rasprostranjena na području gotovo cijele Europe (Maděra i dr. 2008). To je listopadna, jednodomna i anemofilna vrsta šumskoga drveća s vrlo izraženom varijabilnošću fizioloških i morfoloških svojstava (Franjić i dr. 2011, Škvorc i dr. 2008).

List je vegetativni biljni organ čije su osnovne funkcije asimilacija i transpiracija (Mouseth 2003). List hrasta lužnjaka spada u skupinu dorziventralnih listova što znači da možemo razlikovati gornju i donju stranu lista. Kod dorziventralnog lišća između gornje i donje epiderme nalazi se parenhimsko staničje podijeljeno na palisadni i spužvasti parenhim (Evert 2006, Mouseth 2003, Dickison 2000). Kao i kod drugih biljnih organa građa i funkcija lista jako je povezana. Stoga, anatomska građa lista ima veliki utjecaj na sve fiziološke procese, pa tako i na ukupnu produkciju biomase.

Anatomska građa lista pod velikim je utjecajem okolišnih čimbenika kao što su svjetlost, temperatura, dostupnost vode, koncentracija CO_2 i dr. Pri tome najveći utjecaj imaju svjetlosne prilike pa tako razlikujemo listove sunca i listove sjene koji često puta rastu na istoj biljci. Listovi sunca i sjene razlikuju se po mnogim anatomskim značajkama kao što su odnos debljine stubastog i spužvastog parenhima, debljina lista, debljina kutikule, broj i građa kloroplasta i dr. (Lambers i dr. 2008, Pallardy 2008). Utjecaj suše i visokih temperatura na građu listova istraživani je kod različitih vrsta hrastova, a očituje se prije svega u smanjenju površine listova, promjeni odnosa stubastog i spužvastog parenhima, smanjenju specifične lisne površine (SLA) i dr. (Kubiske i Abrams 1992, Gratani i dr. 2003, Günthardt-Georg i dr. 2013). Međutim, zbog kompleksnosti međudjelovanja različitih ekoloških čimbenika na anatomsku građu lišća vrlo je teško razlučiti pojedini utjecaj svakoga od njih (Günthardt-Georg i dr. 2013).

Kod vrsta kao što je hrast lužnjak koji dolazi na velikom geografskom području obično je prisutna i značajna raznolikost okolišnih čimbenika. Prema tome, prilagodba vrsta na takvu raznolikost ekoloških čimbenika često rezultira značajnom varijabilnošću morfoloških, anatomskih i fizioloških značajki. Dosadašnja istraživanja su pokazala da je varijabilnost anatomskih i fizioloških značajki pojedinih populacija šumskoga drveća, između ostaloga rezultat njihove prilagodbe na različitu vlažnost staništa (Gratani i dr. 2003, Pallardy 2008, Günthardt-Georg i dr. 2013).

Prema tome, ciljevi ovoga rada su (1) utvrditi varijabilnost anatomske građe lišća odabranih hrvatskih populacija hrasta lužnjaka, (2) utvrditi razlike u anatomskoj građi listova s obzirom na vlažnost pokusnog nasada i tip staništa. S tim ciljem istraživanje je provedeno na dva pokusna nasada koji su ciljano postavljeni u sušim i vlažnijim mikroklimatskim i hidrološkim uvjetima staništa na području Šumarija

Koška i Vrbanja. U tim nasadima zastupljeno je šest hrvatskih populacija hrasta lužnjaka od kojih su tri porijeklom sa grede (Otok, Gunja i Darda), a tri iz nize (Vrbovec, Kutina i Velika Gorica).

MATERIJALI I METODE

MATERIALS AND METHODS

Pokusni nasadi

Field trials

Istraživanje je provedeno na dva pokusna nasada hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) „Vrbanja“ i „Koška“. Sjeme za pokusne nasade prikupljeno je u jesen 2006. godine u sedamnaest hrvatskih sjemenskih sastojina kao i pet austrijskih populacija (suradnja s Austrijskim federalnim šumarskim institutom). Sjeme je prikupljeno s 25 slučajno odabranih i genotipski različitih stabala. Od dotičnog sjemena u Hrvatskom šumarskom institutu uzgojene su sadnice koje su poslužile kao biljni materijal za osnivanje terenskog pokusnog nasada Vrbanja (3,75 ha) i Koška (3,75 ha). Oba nasada dizajnirana su sukladno randomiziranom potpunom bloku s tri ponavljanja. U svakom bloku posađeno 22 provenijencije, te od svake provenijencije 20 familija, a svaka je familija zastupljena spet sadnica (Franjić 2012, Bogdan 2013). Familija je skupina polusrodnika, odnosno potomaka jednog poznatog ženskog roditelja. Na pokusnim nasadima postavljeni su piezometri i automatske meteorološke postaje.

Oba pokusna nasada nalaze se na području istočne Slavonije. Prosječna godišnja temperatura zraka na pokusnoj plohi Koška za referentno razdoblje 1981.- 2009. godine iznosi 11,6 °C, a prosječna godišnja količina oborina 718 mm. Prosječna količina oborina u ljetnom periodu iznosi 344 mm. Prosječna godišnja temperatura zraka na pokusnoj plohi Vrbanja za referentno razdoblje 1981.- 2009. godine iznosi 11,9 °C, a prosječna godišnja količina oborina 736 mm. Prosječna količina oborina u ljetnom periodu iznosi 349 mm (Hamann i dr. 2013 - ClimateEU ver. 4_63).

Biljni materijal

Plant materials

Uzorci listova hrasta lužnjaka koji su poslužili za anatomska istraživanja prikupljeni su sredinom lipnja 2011. godine s pokusnih nasada Vrbanja i Koška. Pri tome su unaprijed izabrane tri populacije koje potječu iz vlažnoga staništa i tri iz suhog staništa. Populacije podrijetlom iz klimatski sušeg i toplijeg područja (Tablica 1), također su i s lokalno sušeg staništa (greda, as. *Carpino betuli-Quercetum roboris*). Populacije podrijetlom iz klimatski vlažnijeg i hladnijeg područja (Tablica 1), potječu i iz lokalno vlažnijeg staništa (niza, as. *Genisto elate-Quercetum roboris*).

Iz svake od ovih populacija uzorkovanje je obavljeno na pet jedinki koje pripadaju različitim familijama. Sa svake jedinice prikupljen je jedan potpuno razvijen i

neoštećen list za mikroskopska istraživanja i po jedan isto takav list za izračunavanje površine, mase i specifične lisne površine. Na pokusnim nasadima biljke su bile zaštićene polipropilenskim cijevima, a njihova visina je bila različita, uglavnom malo viša od zaštitnih cijevi. Kako bi se osiguralo da su se svi uzorkovani listovi razvijali u sličnim svjetlosnim uvjetima prikupljeni su samo najgornji listovi koji se još uvijek nalaze u polipropilenskim cijevima. Ostali ekološki čimbenici koji bi mogli utjecati na varijabilnost anatomске građe lista do neke su mjere kontrolirani tako što su sve biljke uključene u istraživanje rastle na pokusnoj plohi s prilično ujednačenim meteorološkim, edafskim i drugim okolišnim prilikama.

Tablica 1. Podrijetlo istraživanih populacija i klimatske varijable koje se odnose na matične sastojine iz kojih je prikupljeno sjeme za osnivanje pokusnog nasada izračunate na temelju klimatskih podataka za referentni period 1981. – 2009. godine
(Hamann i dr. 2013 - ClimateEU ver. 4_63).

Table 1. The origin of studied populations and climatic variables related to the parent stands from which the seeds were collected to establish the field trials, calculated on the basis of climatic data for the reference period between 1981 – 2009 (Hamann i dr. 2013 - ClimateEU ver. 4_63).

UŠP, Šumarija	Gosp. jed. odjel/odsjek	Nad. visina (m)	Prosječna godišnja temp. zraka (°C)	Prosječna god. količina oborina (mm)	Prosječna količina oborina u ljetnom periodu (mm)	Prosječni godišnji deficit vlage (mm)	Stanište
Bjelovar, Vrbovec	Česma 72a	105	11,3	804	386	240	<i>Genisto</i>
Zagreb, Kutina	Kutinske nizinske š. 30b	95	11,5	851	394	225	<i>elatae-Quercetum</i>
Zagreb, Velika Gorica	Turopoljski lug 8a, 9b	99	11,1	873	413	197	<i>roboris</i>
Vinkovci, Gunja	Trizlovi-Rastovo 9b, 9d	85	12	770	358	313	<i>Carpino</i>
Vinkovci, Otok	Slavir 35d, 48g, 48h	81	12	746	348	329	<i>betuli-Quercetum</i>
Osijek, Darda	Haljevo Kozaračke š. 52a	90	11,8	675	325	329	<i>roboris</i>

Izmjera anatomskih značajki listova

Measurement of the leaves anatomical features

Iz srednjeg dijela svakog uzorkovanog lista izrezan je jedan dio koji je fiksiran u 1 % glutanaldehidu u 0,05 M fosfatnom puferu (pH=6,8) na 4 °C tijekom 24 sata. Dehidriran u 2-metoksietanolu, etanolu, n-propanolu i n-butanolu (dva puta u svakom od njih) i uklopljen u *methacrylate resin* (Histoiresin, Leica). Uzorci su izrezani mikrotomom na debljinu 3 μm (Slee Mainz CUT 5062). Presjeci su postavljeni u kap destilirane vode nakon čega se voda isušila, a presjeci su bojani biljnim bojilom Toluidin blue O u benzoatnom puferu reakcije pH=4,4 (Feder i O'Brien 1968).

Fotografiranje pripremljenih uzoraka obavljeno je uz pomoć digitalne kamere (Olympus U-CMAD3) koja je montirana na svjetlosni mikroskop (Olympus BX 41) kod povećanja od 200 ×. Zatim je na snimljenim fotografijama pomoću pro-

gramskog paketa *analySIS* obavljena izmjera anatomskih značajki lista (debljina lista, debljina stubastog parenhima, debljina gornje epiderme, debljina donje epiderme). Debljina spužvastog parenhima izračunata je kao razlika između ukupne debljine lista i ostalih slojeva. Navedene značajke mjerene su u prosjeku na deset odabranih stanica na ranije zadanoj dužini fotografranog odsječka od 250 μm . Debljine donje i gornje epiderme, kao i debljine stubastog i spužvastog parenhima analizirane su i prikazane u postotcima u odnosu na ukupnu debljinu lista.

Određivanje specifične lisne površine

Specific leaf area assessment

Prikupljenim listovima je izmjerena površina pomoću programskoga paketa *WinFOLIA* (*WinFolia* 2001). Nakon toga listovi su sušeni u sušioniku 72 sata na temperaturi od 60 °C nakon čega su izvagani pomoću analitičke vage s točnošću od 0,01 g, te im je na taj način određena masa suhe tvari. Specifična lisna površina (SLA) je izračunata na način da je površina lista podijeljena s masom lista u suhom stanju (kg).

Statistička analiza

Statistical analysis

Deskriptivna statistička analiza izmjerenih anatomskih varijabli napravljena je pomoću standardnih statističkih procedura (Sokal i Rohlf 1981) u programskom paketu *STATISTICA* (*StatSoft* 2007). Analiza varijance provedena je programskim paketom *SAS/STAT* (*SAS Institute Inc.*, Cary, NC, USA). Pri tome je korištena procedura *MIXED*, a efekti su bili pokusni nasad, tip staništa i populacija.

REZULTATI

RESULTS

Meteorološke i hidrološke prilike

Meteorological and hydrological conditions

Godina u kojoj su prikupljeni uzorci listova (2011.) bila je izrazito sušna na području istočne Slavonije na kojemu se nalaze oba pokusna nasada. Međutim, klimatske i mikrostanišne prilike se na ova dva pokusa značajno razlikuju, pa se može reći da pokus Koška dolazi u sušim stanišnim uvjetima, a pokus Vrbanja u vlažnijim. Na automatskim mjernim postajama, koje su postavljene na pokusima, od početka 2011. godine do trenutka prikupljanja listova izmjereno je 129 mm oborina na pokusnoj plohi Koška (358 mm u cijeloj 2011. godini) i 176 mm na pokusnoj plohi Vrbanja (439 mm u cijeloj 2011. godini). Isto tako se nivo podzemne vode izmjeren na piezometrima na pokusnoj plohi Koška između 1. i 15. lipnja kretao između 2.5 i 3 m, dok na pokusnoj plohi Vrbanja kretao između 1 i 2 m.

Anatomske značajke listova

Leaves anatomy

Prema rezultatima analize varijance ukupna debljina plojke listova statistički značajno se ne razlikuje niti između pokusnih nasada, niti između tipa staništa s kojega populacije potječu, niti između analiziranih populacija (Tablica 3). Prosječna vrijednost debljine plojke na oba nasada je 113,6 μm , a kreće se od 74,5 do 188,03 μm .

Tablica 2. Prosječne vrijednosti i standardne devijacije izmjerenih anatomskih značajki lista kod pokusnih nasada Koška i Vrbanja.

Table 2. Average values and standard deviations of measured leaf anatomy variables at the field trials Koška and Vrbanja.

Tip staništa	Populacija	Pokusni nasad	Debljina plojke (μm)	Donja epiderma (%)	Gornja epiderma (%)	Stubasti parenhim (%)	Spužvasti parenhim (%)	Površina lista (cm^2)	Masa suhe tvari lista (g)	Specifična lisna površina (m^2/kg)
Niza	Vrbovec	Koška	108,4 \pm 16,5	10,9 \pm 1,5	14,4 \pm 2,4	32,8 \pm 5,4	42,0 \pm 3,7	14,2 \pm 4,5	0,06 \pm 0,03	26,4 \pm 6,1
		Vrbanja	107,6 \pm 16,6	9,3 \pm 1,2	14,2 \pm 3,4	29,4 \pm 2,1	47,1 \pm 4,1	15,1 \pm 5,3	0,10 \pm 0,04	15,5 \pm 2,3
	Kutina	Koška	111,4 \pm 18,2	10,2 \pm 1,5	13,3 \pm 1,5	34,6 \pm 3,9	42,0 \pm 2,6	21,7 \pm 6,5	0,09 \pm 0,03	24,4 \pm 4,1
		Vrbanja	122,7 \pm 23,4	8,3 \pm 1,3	15,2 \pm 1,9	31,2 \pm 3,3	45,3 \pm 4,3	19,0 \pm 7,6	0,12 \pm 0,06	17,4 \pm 4,5
Velika Gorica	Koška	121,2 \pm 11,7	9,1 \pm 0,8	13,2 \pm 3,0	34,2 \pm 3,7	43,6 \pm 3,3	17,1 \pm 4,5	0,07 \pm 0,02	24,4 \pm 3,1	
	Vrbanja	111,2 \pm 16,5	8,4 \pm 1,2	15,1 \pm 3,4	28,5 \pm 4,2	48,1 \pm 3,8	12,2 \pm 4,9	0,07 \pm 0,04	17,6 \pm 5,5	
Greda	Otok	Koška	111,4 \pm 21,4	10,6 \pm 1,3	16,1 \pm 2,6	30,0 \pm 3,3	43,4 \pm 4,4	15,5 \pm 8,1	0,06 \pm 0,03	25,9 \pm 5,6
		Vrbanja	120,6 \pm 20,8	8,9 \pm 0,9	14,6 \pm 2,1	31,3 \pm 3,4	45,1 \pm 4,8	17,9 \pm 5,7	0,10 \pm 0,05	19,1 \pm 4,1
	Gunja	Koška	114,4 \pm 14,0	9,5 \pm 1,0	14,2 \pm 1,8	30,3 \pm 1,6	46,1 \pm 1,6	23,7 \pm 6,2	0,10 \pm 0,03	24,2 \pm 4,3
		Vrbanja	112,5 \pm 22,2	8,5 \pm 1,4	13,2 \pm 2,3	30,3 \pm 5,3	48,1 \pm 6,6	25,4 \pm 9,8	0,16 \pm 0,07	16,1 \pm 2,5
Darda	Koška	118,5 \pm 30,7	10,2 \pm 1,4	13,7 \pm 1,3	31,6 \pm 1,6	44,5 \pm 2,8	17,3 \pm 9,2	0,08 \pm 0,05	22,8 \pm 5,3	
	Vrbanja	116,3 \pm 15,7	8,3 \pm 1,3	15,2 \pm 1,9	30,0 \pm 4,0	46,5 \pm 4,0	19,9 \pm 5,2	0,10 \pm 0,03	19,8 \pm 1,5	

Debljina donje epiderme u odnosu na ukupnu debljinu lista statistički se značajno razlikuje između pokusnih nasada kao i između populacija (Tablica 3). Tako je prosječno najdeblju donju epidermu u odnosu na ukupnu debljinu lista na pokusnom nasadu Koška imala populacija Vrbovec (10,9 \pm 1,5 %), a najtanju populacija Velika Gorica (9,1 \pm 0,8 %). Prosječno najdeblju donju epidermu na pokusnom nasadu Vrbanja imala je također populacija Vrbovec (9,3 \pm 1,2 %), a najtanju populacije Kutina i Darda (8,3 \pm 1,3 %) (Tablica 2). Prosječna debljina donje epiderme u odnosu na ukupnu debljinu lista na oba nasada je 9,5 %, a kreće se od 6,4 do 13,7 %.

Debljina gornje epiderme u odnosu na ukupnu debljinu lista statistički se značajno ne razlikuje niti između pokusnih nasada, niti između tipa staništa s kojega populacije potječu niti između analiziranih populacija (Tablica 3). Prosječna deblji-

na gornje epiderme u odnosu na ukupnu debljinu lista na oba nasada je 14,2 %, a kreće se od 8,0 do 20,6 %.

Debljina stubastoga parenhima u odnosu na ukupnu debljinu lista statistički se značajno razlikuje između pokusnih nasada, kao i između tipa staništa s kojega potječu pojedine populacije, a statistički značajno se ne razlikuje između populacija (Tablica 3). Tako je prosječno najdeblji palisadni parenhim u odnosu na ukupnu debljinu lista na pokusnom nasadu Koška u populacijama s vlažnog staništa bio 33,8 % (22,3–42,8 %), a u populacijama sa suhog staništa bio 30,6 % (24,6–35,7 %). Prosječno najdeblji palisadni parenhim u odnosu na ukupnu debljinu lista na pokusnom nasadu Vrbanja u populacijama s vlažnog staništa bio 30,6 % (24,3–37,7 %), a u populacijama sa suhog staništa bila 30,7 % (23,7–38,4 %).

Debljina spužvastog parenhima u odnosu na ukupnu debljinu lista statistički se značajno razlikuje između pokusnih nasada kao i između populacija (Tablica 3). Tako je prosječno najdeblji spužvasti parenhim u odnosu na ukupnu debljinu lista na pokusnom nasadu Koška imala populacija Gunja ($46,1 \pm 1,6$ %), a najtanji populacija Kutina ($42,0 \pm 2,6$ %). Prosječno najdeblji spužvasti parenhim na pokusnom nasadu Vrbanja imala je populacija Velika Gorica ($48,1 \pm 3,8$ %), a najtanju populacija Otok ($45,1 \pm 4,8$ %) (Tablica 2). Prosječna debljina donje epiderme u odnosu na ukupnu debljinu lista na oba nasada je 51,3 %, a kreće se od 31,0 do 88,9 %.

Masa suhe tvari lista statistički se značajno razlikuje između pokusnih nasada kao i između populacija (Tablica 3). Tako je prosječno najveću masu suhe tvari lista na pokusnom nasadu Koška imala populacija Gunja ($0,10 \pm 0,04$ g), a najmanju populacije Vrbovec i Otok ($0,06 \pm 0,03$ g). Prosječno najveću masu suhe tvari lista na pokusnom nasadu Vrbanja imala je populacija Gunja ($0,16 \pm 0,07$ g), a najmanju populacija Velika Gorica ($0,07 \pm 0,04$ g) (Tablica 2). Prosječna masa suhe tvari na oba nasada je 0,09 g, a kreće se od 0,02 do 0,3 g.

Površina lista statistički se značajno razlikuje između populacija, kao i između tipa staništa s kojega potječu pojedine populacije, a statistički značajno se ne razli-

Tablica 3. Rezultati analize varijance.
Table 3. Results of the variance analysis.

Analizirana značajka lista	Pokusni nasad	Tip staništa	Populacija
Debljina plojke	ns	ns	ns
Donja epiderma	**	ns	**
Gornja epiderma	ns	ns	ns
Stubasti parenhim	**	**	ns
Spužvasti parenhim	**	ns	*
Masa suhe tvari lista	**	ns	**
Površina lista	ns	ns	**
Specifična lisna površina	**	ns	ns

** $p < 0,01$; * $0,01 < p < 0,05$; ns nije signifikantno

kuje između pokusnih nasada (Tablica 3). Tako na vlažnom staništu prosječno najveću površinu lista ima populacija Kutina ($21,7 \pm 6,5 \text{ cm}^2$), a najmanju populacija Vrbovec ($14,2 \pm 4,5 \text{ cm}^2$), dok na suhom staništu prosječno najveću površinu lista ima populacija Gunja ($23,7 \pm 6,2 \text{ cm}^2$), a najmanju populacija Otok ($15,5 \pm 8,1 \text{ cm}^2$). Prosječna površina lista na oba nasada je $18,2 \text{ cm}^2$, a kreće se od 5,1 do $41,8 \text{ cm}^2$.

Specifična lisna površina statistički se značajno razlikuje između pokusnih nasada (Tablica 3). Tako je prosječna specifična lisna površina na pokusnom nasadu Koška $24,7 \text{ m}^2/\text{kg}$, a kreće se od 16,6 do $37,5 \text{ m}^2/\text{kg}$. Prosječna specifična lisna površina na pokusnom nasadu Vrbanja je $17,6 \text{ m}^2/\text{kg}$, a kreće se od 10,9 do $29,3 \text{ m}^2/\text{kg}$.

RASPRAVA

DISCUSSION

Na anatomsku građu lista utječe mnogo unutarnjih, ali i vanjskih čimbenika pod čijim se utjecajem listovi razvijaju. Pri tome najveći utjecaj ima intenzitet osvjetljenja pa tako razlikujemo listove sunca i listove sjene koji često mogu rasti i na istoj biljci (npr. ovisno o položaju lista unutar krošnje). Kako bi se osiguralo da su se svi uzorkovani listovi u ovom istraživanju razvijali u sličnim svjetlosnim uvjetima uzorkovani su najgornji listovi koji se još uvijek nalaze u cijevima. Kod velike većine istraživanih jedinki utvrđen je jedan sloj, dok je kod svega nekoliko jedinki utvrđen slabije razvijen i drugi sloj stubastog parenhima. To odgovara literaturnim podacima koji navode da se kod listova hrasta lužnjaka koji se razvijaju pri intenzitetima osvjetljenja od 25 % razvija jedan sloj, a pri intenzitetima osvjetljenja od 50 % jedan do dva sloja stubastoga parenhima (usp. Ziegenhagen i Kausch 1995).

I ostale analizirane anatomske značajke ukazuju da su se svi uzorkovani listovi razvijali u uvjetima polusjene (npr. spužvasti parenhim je kod svih istraživanih populacija deblji od stubastog; Tablica 2). U usporedbi s literaturnim podacima o anatomskim značajkama listova hrasta lužnjaka koji se razvijaju pri različitim intenzitetima osvjetljenja može se zaključiti da su se listovi u ovom istraživanju razvijali pri osvjetljenju od oko 25 % (usp. Ziegenhagen i Kausch 1995), odnosno 40 % (usp. Valladares i dr. 2002, Tablica 2).

Debljina plojke istraživanih populacija hrasta lužnjaka kreće se unutar vrijednosti koje su u drugim djelovima areala izmjerene za hrast lužnjak u odgovarajućim svjetlosnim uvjetima (Tablica 2, Ziegenhagen i Kausch 1995, Valladares i dr. 2002, Nikolić i dr. 2005). Gornja je epiderma kod svih biljaka uključenih u istraživanje bila deblja u odnosu na donju (Tablica 2.) što je također u skladu s literaturnim podacima (usp. Ziegenhagen i Kausch 1995, Valladares i dr. 2002, Nikolić i dr. 2005). Činjenica da je gornja epiderma deblja u odnosu na donju može se povezati s prilagodbom biljaka na bolju otpornost na zaraze patogenim gljivama i mehanička oštećenja lista koji najčešće dolaze s gornje strane lista (Mouseth 2003).

Donja epiderma lista je statistički značajno deblja kod jedinki koje su rasle u suhim uvjetima (Koška) u odnosu na jedinke koje su rasle u nešto vlažnijim uvjetima (Vrbanja) bez obzira radi li se o populacijama podrijetlom iz suhih ili vlažnih staništa (grede ili nize, usp. Tablica 2). Deblja epiderma listova se uobičajeno javlja kod listova biljaka koje su rasle u sušim staništima jer im ona omogućuje bolju kontrolu gubitka vode preko listova (Lambers 2008).

Prema debljini stubastoga parenhima postoji jasna diferencijacija s obzirom na tip staništa s kojega potječu promatrane populacije kao i s obzirom na pokusni nasad (Tablica 3). Tako jedinke porijeklom s vlažnih staništa (niza) u pokusnom nasadu Koška imaju deblji palisadni parenhim nego u pokusnom nasadu Vrbanja. S druge strane, kod jedinki podrijetlom iz suhih staništa (greda) nema statistički značajne razlike između pokusnih nasada. Općenito se može reći da se u sušim uvjetima razvija deblji sloj palisadnoga parenhima kao prilagodba koja omogućuje više mjesta na kojima se odvija asimilacija CO₂ koja je u uvjetima sušnoga stresa često reducirana (usp. Ennajeh i dr. 2010). Iz rezultata je vidljivo da su, što se tiče debljine stubastoga parenhima, na sušni stres puno jače reagirale populacije podrijetlom iz vlažnijih staništa. Na temelju toga možemo pretpostaviti da su jedinke podrijetlom iz sušnih staništa različitim mehanizmima bolje prilagođene na takve uvjete pa je njihova reakcija što se tiče anatomske građe lista puno slabija, tj. kod njih su listovi u uvjetima suše po svojoj anatomskoj građi manje skleromorfni.

Zanimljivo je da jedinke rasle u sušim uvjetima (Koška) imaju tanji spužvasti parenhim u odnosu na jedinke rasle u vlažnijim uvjetima (Vrbanja) tako da ukupna debljina lista ostaje manje-više ista (Tablica 2) iako se u literaturi često navodi da je deblji palisadni parenhim, deblji spužvasti parenhim kao i ukupno deblji list česta anatomska prilagodba na sušu (usp. Gratani i dr. 2003, Ennajeh i dr. 2010).

Statistički je značajna diferencijacija istraživanih populacija s obzirom na površinu listova, međutim ta diferencijacija se ne odnosi na vlažnost staništa iz kojih populacije potječu. Osim toga jedinke rasle na sušem staništu nemaju statistički značajno manje listove što se često u literaturi navodi kao prilagodba na suhe stanišne uvjete (Tablica 3, Teklehaimanot i dr. 1998, Aspelmeier i dr. 2006, Gratani i dr. 2003).

Jedinke koje su rasle na sušem staništu (Koška) imaju statistički značajno manju masu suhe tvari lista u odnosu na jedinke koje su rasle na vlažnijem staništu (Vrbanja) bez obzira na populaciju i vlažnost staništa s kojeg potječu. Sukladno tome jedinke koje su rasle u Koški imaju statistički značajno veću specifičnu površinu lista (SLA, Tablica 2). Uobičajeno se u literaturi navodi da biljke u suši razvijaju skleromorfne listove s manjom SLA (usp. Abrams 1994, Gratani i dr. 2003), međutim u ovom istraživanju biljke su u sušnim uvjetima razvile veću SLA, prvenstveno zbog toga što se lisna površina nije smanjila. Sumirajući odgovor istraživanih biljaka u anatomskoj građi lista na sušni stres može se reći da su biljke razvile deblji palisadni parenhim kompenzirajući smanjenu asimilaciju CO₂, a s druge strane ulagale su

manje ugljikohidrata u izgradnju staničnih struktura što je dovelo do smanjenja suhe tvari lista i povećanje SLA. Na taj način je povećana ukupna strukturna efikasnost lista u sušnim uvjetima (usp. Palmroth 1999). Slične rezultate dobili su i neki drugi istraživači promatrajući utjecaj sušnoga stresa na anatomsku građu lista kod drvenastih vrsta (usp. Aspelmeier i dr. 2006, Ogaya i Penuelas 2006).

ZAKLJUČCI

CONCLUSIONS

Svi analizirani listovi su listovi polusjene s uglavnom jednim slojem stubastoga parenhima koji je u pravilu tanji od spužvastoga, te po svojim anatomske značajkama ne odstupaju od literaturnih podataka za listove hrasta lužnjaka u odgovarajućim svjetlosnim uvjetima.

Najveće razlike u analiziranim anatomske značajkama utvrđene su između pokusnih nasada, a između dva različita tipa staništa s kojega potječu istraživane populacije (greda, niza) razlike su vrlo male.

Jasno se vidi razlika u anatomske građi lista s obzirom na reakciju na sušne uvjete na pokusnoj plohi Koška u odnosu na nešto vlažnije uvjete na pokusnoj plohi Vrbanja. Razlika se očituje u debljoj donjoj epidermi, debljem sloju palisadnoga parenhima, manjoj masi suhe tvari lista i većoj specifičnoj lisnoj površini.

Navedena reakcija biljaka na suše uvjete je nešto jače izražena kod jedinki podrijetlom s vlažnijih staništa (niza).

LITERATURA

REFERENCES

- Abrams, M.D. 1994. Genotypic and phenotypic variation as stress adaptations in temperate tree species: a review of several case studies. *Tree Physiology* 14: 833-842.
- Aspelmeier, S., Leuschner, C. 2006. Genotypic variation in drought response of silver birch (*Betula pendula* Roth): leaf and root morphology and carbon partitioning. *Trees* 20: 42-52.
- Bogdan, S. 2013. Procjena genetske raznolikosti hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u pokusnim nasadima s potomstvom iz sjemenskih sastojina. Završno izvješće o rezultatima projekta, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu.
- Dickinson, W. C. 2000. Integrative plant anatomy. Academic Press, San Diego, str. 533.
- Ennajeh, M., Vadel, A.M., Cochard, H., Khemira, H. 2010. Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 85(4): 289-294.
- Evert, R. F. 2006. *Esau's Plant Anatomy*, 3rd ed. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey, str. 601.
- Feder, N., O'Brien, T. P. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *Amer. J. Bot.* 55(1): 123-142.
- Franjić, J., Sever, K., Bogdan, S., Škvorc, Ž., Krstonošić, D., Alešković, I. 2011. Fenološka neujednačenost kao ograničavajući čimbenik uspješnoga oprašivanja u klonskim sjemenkim plantažama hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). *Croat. Jour. For. Eng.* 32(1): 141-156.

- Franjić, J. 2012. Fiziološke i anatomske značajke hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) iz odabranih populacija. Izvješće o rezultatima projekta, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu.
- Gratani, L., Meneghini, M., Pesoli, P., Crescente, M.F. 2003. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees* 17:515–21.
- Günthardt-Goerg, Arend, M., Kuster, T., Vollenweider, P. 2013. Foliage response of young central European oaks to air warming, drought and soil type. *Plant Biology* 15: 185-197
- Hamann, A., Wang T., Spittlehouse D.L., Murdock T.Q. 2013. ClimateEU, unpublished software package for Europe freely available at <http://www.ualberta.ca/~ahamann/data/climateeu.html>.
- Kubiske, M. E., Abrams, M. D. 1992. Photosynthesis, water relations, and leaf morphology of xeric versus mesic *Quercus rubra* ecotypes in central Pennsylvania in relation to moisture stress. *Canadian Journal of Forest Research* 22(9): 1402-1407
- Lambers, H., Chapin III, F. S., Pons, T. L. 2008. *Plant Physiological Ecology*, 2. Izd. Springer Science, str. 540.
- Maděra, P., Vukelić, J., Baričević, D. 2008. Floodplain forest plant communities. U: E. Klimo (ur.) *Floodplain forests of the temperate zone of Europe*. Lesnická práce: Kostelec and Černými lesy, str. 102–159.
- Mouseth, J. D. 2003. *Botany an introduction to plant biology*, University of Texas, Austin, str. 848.
- Nikolić, N., Merkulov, L.J., Pajević, S., Krstić, B. 2005. Variability of leaf anatomical characteristics in Pedunculate oak genotypes (*Quercus robur* L.). U: Gruev, B, Nikolova M, Donev A (ur.) *Proceedings of the Balkan scientific conference of biology in Plovdiv (Bulgaria) from 19th till 21st of May 2005*, p. 240–247.
- Ogaya, R., Penuelas, J. 2006. Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biologia Plantarum* 50(3): 373-382.
- Pallardy, S. G. 2008. *Physiology of Woody Plants*, 3. izd. Elsevier Inc.
- Palmroth, S., Berninger, F., Nikinmaa, E., Lloyd, J., Pulkkinen, P., Hari, P. 1999. Structural adaptation rather than water conservation was observed in Scots pine over a range of wet to dry climates. *Oecologia* 121(3): 302-309.
- SAS 2000. SAS Institute Inc. SAS OnlineDoc®, Version 8. <http://v8doc.sas.com/sashtml>
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. Freeman and CO, San Francisco.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Škvorc, Ž., Sever, K., Bogdan, S., Krstonošić, D., Alešković, I., Temunović, M., Dobraš, J., Franjić, J. 2008. Varijabilnost fiziološko-morfoloških svojstava hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u klonskom testu – prvi rezultati. *Rad. – Šumar. inst. Jastrebar*. 43(2): 79–92.
- Teklehaimanot, Z., Lanek, J., Tomlinson, H.F. 1998. Provenance variation in morphology and leaflet anatomy of *Parkia biglobosa* and its relation to drought tolerance. *Trees* 13: 96–102.
- Valladares, F., Chico, J. M., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E., Dreyer, E. 2002. Greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees* 16:395–403.
- WinFOLIA, 2001. Regent Instruments Inc., Quebec, Canada, version PRO 2005b.
- Ziegenhagen, B., Kausch, W. 1995. Productivity of young shaded oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. *Forest Ecology and Management* 72(2): 97-108.

*THE INFLUENCE OF HABITAT ON PEDUNCULATE OAK
(QUERCUS ROBUR L.) LEAF ANATOMY
IN THE FIELD TRIALS KOŠKA AND VRBANJA*

SUMMARY

This paper examines the variability of the anatomical leaf structure of six Croatian pedunculate oak populations in field trials of Koška and Vrbanja. The aim of this study was to determine the differences in leaf anatomy considering the humidity of the field trials, as well as the humidity of the habitats which from the studied populations originate. The leaves were sampled from five individuals of each of the six populations from both field trials. Specimens grown in the field trial Koška are characterized by average thicker lower epidermis, a thicker layer of palisade parenchyma, a lower leaf dry matter content mass and larger specific leaf area. These results are a response of the reaction in the leaf anatomy to drought conditions in the field trial Koška compared to some wetter conditions in the field trial Vrbanja. The differences in the anatomical leaf structure between two different habitat types the studied population originate from are very small, and are reflected in somewhat stronger reaction to the drought conditions in individuals originating from the humid habitats.

Keywords: leaf anatomy, habitat humidity, environmental factors, parenchyma, epidermis.