

Utjecaj suše na specifičnu lisnu površinu obične bukve i hrasta kitnjaka

Ćavar, Ivona

Undergraduate thesis / Završni rad

2023

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:108:706211>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-02-27**



Repository / Repozitorij:

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



**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
FAKULTET ŠUMARSTVA I DRVNE TEHNOLOGIJE
ŠUMARSKI ODSJEK**

**PRIJEDIPLOMSKI STUDIJ
URBANO ŠUMARSTVO, ZAŠTITA PRIRODE I OKOLIŠA**

IVONA ČAVAR

**UTJECAJ SUŠE NA SPECIFIČNU LISNU POVRŠINU OBIČNE
BUKVE I HRASTA KITNJAKA**

ZAVRŠNI RAD

ZAGREB, RUJAN 2023.

PODACIO ZAVRŠNOM RADU

Zavod:	Zavod za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku
Predmet:	Fiziologija bilja
Mentor:	izv. prof. dr. sc. Krunoslav Sever
Studentica:	Ivona Čavar
JMBAG:	809000335081
Akadska godina:	2022./2023.
Mjesto, datum:	Zagreb, 22.09.2023.
Sadržaj rada:	Slika: 6 Tablica; 2 Navodi literature: 38
Sažetak:	<p>Specifična lisna površina (SLA) je odnos površine lista i mase njegove suhe tvari. To je važna funkcionalna značajka čija je veličina odraz prilagodbi biljaka na različite okolišne čimbenike, prije svega na sušu. Međutim, u literaturi je vrlo malo podataka o specifičnoj lisnoj površini kod našeg šumskoga drveća te utjecaju suše na nju. S obzirom na to, u ovom je radu istraživana utjecaj suše na SLA kod dvije provenijencije mladih biljaka obične bukve i hrasta kitnjaka uzgojenih u pokusnom nasadu fakulteta. Dobiveni rezultati pokazuju kako se pomladak hrasta kitnjaka bolje prilagodio sušnim uvjetima zbog njegove prirodne prilagođenosti sušnim staništima. Stoga se smatra kako će u budućnosti kitnjak biti konkurentniji od bukve te je time potisnuti iz njenog dosadašnjeg staništa. Međutim, obična bukva, zahvaljujući svojoj fenotipskoj plastičnosti ima dobre izgleda za što bolju prilagodbu na nadolazeće klimatske promjene.</p>



IZJAVA O AKADEMSKOJ ČESTITOSTI

OB FŠDT 05 07

Revizija: 2

Datum: 29.04.2021.

„Izjavljujem da je moj završni rad izvorni rezultat mojega rada te da se u izradi istoga nisam koristio drugim izvorima osim onih koji su u njemu navedeni“.

U Zagrebu, 22. 9. 2023. godine

vlastoručni potpis

Ivona Čavar

SADRŽAJ

1. UVOD.....	5
1.1. Općenito o istraživanim vrstama.....	6
1.1.1. Anatomska građa lista	10
1.2. Funkcionalne značajke lišća.....	11
1.3. Utjecaj suše na fiziologiju hrasta kitnjaka i obične bukve.....	13
1.4. Cilj istraživanja	14
2. MATERIJALI I METODE.....	15
3. REZULTATI I RASPRAVA	17
4. ZAKLJUČAK.....	21
5. LITERATURA	22

1. UVOD

U današnje vrijeme svjedočimo sve većim klimatskim promjena koje su uzrokovane globalnom zagrijavanjem. Glavna posljedica klimatskih promjena je povećanje globalne temperature planeta. Porast temperature utječe na topljenje ledene mase na polovima, čime se podiže razina mora i automatski se povećava količina vode koja ulazi u proces kruženja. To uzrokuje velike poplave i olujna nevremena. Klimatske promjene također uzrokuju dugotrajne suše, toplinske valove i šumske požare (Što su klimatske promjene 2020, Europska unija). Prema tome postavlja se pitanje kako će svijet reagirati na te sve promjene? Koliko se biljke, životinje i ljudi mogu brzo prilagoditi na sve to? Kako bi otprilike znali odgovor rađeno je puno studija i istraživanja pa se tako u ovom radu obrađuje utjecaj suše na specifičnu lisnu površinu obične bukve i hrasta kitnjaka pošto ove dvije vrste dolaze na staništima sličnih fizioloških zahtjeva.

1.1. Općenito o istraživanim vrstama

Istraživane vrste, obična bukva (*Fagus sylvatica* L.) i hrast kitnjak (*Quercus petraea* /Matt./ Liebl.), su među gospodarski najvažnijim šumskim biljnim vrstama u Hrvatskoj, ali i u drugim dijelovima svoga areala. Ta velika gospodarska vrijednost se očituje u izuzetno vrijednoj drvenoj sirovini koja se koristiti u razne svrhe (drveni ugljen, papir, namještaj, parketi i sl.). S druge strane ove vrste imaju i veliki ekološki značaj jer imaju ključnu ulogu u različitim šumskim zajednicama koje zauzimaju veliki dio Europskog kontinenta. Kitnjakove i bukove šume doprinose očuvanju biodiverziteta jer podržavaju raznolike gljive, lišajeve i druge organizme, a njihovi plodovi hrana su mnogim životinjskim vrstama (Vukmirović i dr. 2022).

Obična bukva je najrasprostranjenija vrsta drveća u Hrvatskoj. Ima najveći raspon vertikalne (od 100 do 1500 m n.v.) i horizontalne rasprostranjenosti u Hrvatskoj (od Slavonije do SZ Hrvatske, od Istre do Biokova) od svih vrsta drveća. Zauzima oko polovicu ukupne šumske površine tvoreći tako cijeli niz čistih i mješovitih šumskih sastojina (Vukelić i Baričević 2003). Razvija se u čak devet šumskih zajednica i miješa se sa 20 vrsta drveća. To je vrsta brežuljkastih, brdskih i gorskih područja Hrvatske. U brežuljkastim predjelima često se miješa s hrastom kitnjakom, dok u planinskim predjelima prati jelu. Bukva je listopadna, jednodomna, mezofilna i anemofilna vrsta. Najveći je skiofit od svih naših listopadnih vrsta drveća. Kao stablo doseže visinu od oko 40-48 m i promjer debla do 2 m. Kora joj je glatka i pepeljastosiva. Korjenov sustav je dobro razvijen, može biti srednje dubok ili plitak. Pupovi su joj prekriveni svjetlosmeđim ušiljenim ljuskama s tamnijim i tepavičastim rubovima. Listovi su sjajno zeleni, duljine 5-12 cm i širine 3-8 cm. Plod je trobridni smeđi oraščić poznat kao bukunica, sazrijeva u rujnu i listopadu, duljine oko 16 mm (Franjić i Škvorc 2010). Od svih vrsta drveća ima najveću ekološku amplitudu i vrlo je osjetljiva na štete od ledoloma.



Slika 1. Stabla obične bukve

(Izvor: Wikipedija, Regularna šuma https://hr.wikipedia.org/wiki/Regularna_%C5%A1uma (Pristupljeno 13.09.2023.))

Hrast kitnjak najbolje uspijeva na svježim tlima, a ima skromne zahtjeve u pogledu količine hranjivih tvari u tlu. Raste na kiselim, podzolastim, pa i slabo razvijenim skeletnim tlima. Prvenstveno dolazi u brežuljkastim i brdskim predjelima, ali ga se može naći i u nizinama. Jedan je od glavnih predstavnika drveća unutar brežuljkastog vegetacijskog pojasa, a na granici s brdskim pojasom često pridolazi u mješovitim sastojinama s običnom bukvom. Vertikalno se rasprostire i do 1300 m n.v. Ova vrsta je listopadna, jednodomna, anemofilna i pretežno mezofilna. Za razliku od bukve, kitnjaku treba puno više svjetla pa spada pod heliofilne vrste drveća. Kao drvo može doseći visinu do 40 m i promjer debla od 3 m. Kora je blijedosivkasta i plitko ispucana, a korijenski sustav dobro razvijen, s izraženim glavnim korijenom. Plod je žir, duljine 1,5-4 cm i promjera 0,8-2,5 cm. Žir sazrijeva u 9. i 10. mjesecu iste godine. Gospodarski je važna vrsta drveća u RH jer ima drvo visoke kvalitete i tvrdoće. Koristi se za različite namjene, a najčešće u građevinarstvu i stolarstvu (Franjić i Škvorc 2010).



Slika 2. Stablo hrasta kitnjaka

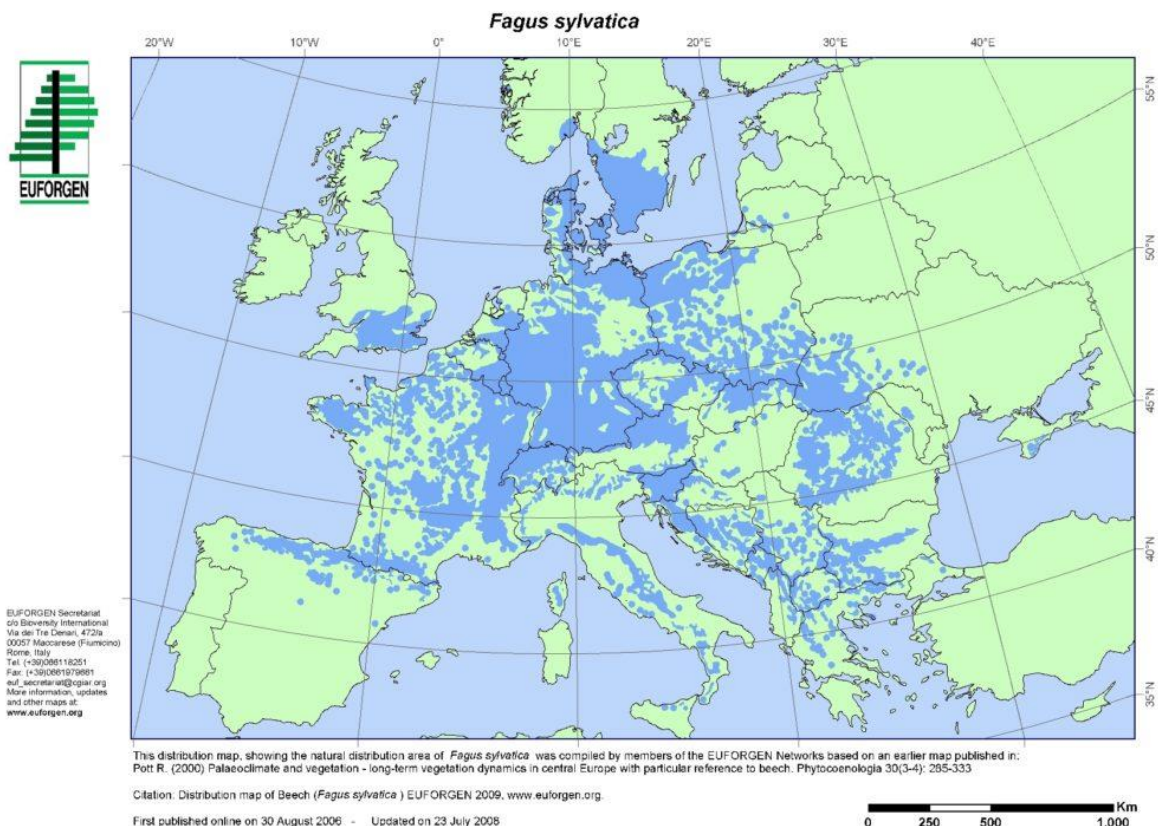
(Izvor: Wikipedija, Hrast kitnjak https://hr.wikipedia.org/wiki/Hrast_kitnjak (Pristupljeno 13.09.2023.))

Iz priloženog vidimo kako hrast kitnjak i obična bukva imaju dosta sličan fiziološki optimum pa tako najbolje uspijevaju na plodnim, vodom opskrbljenim tlima, u umjerenim klimatskim uvjetima. Međutim, njihov ekološki optimum bitno se razlikuje, a njihove realizirane ekološke niše su gotovo komplementarne. Bukva u velikom dijelu svoga areala dominira u različitim šumskim zajednicama duž ekoloških gradijenata vlage, temperature, matičnog materijala i reakcije tla (Pretzsch i dr. 2013). S obzirom na veliku konkurenciju obične bukve, pridolazak šuma hrasta kitnjaka često puta je ograničen na suša, mjereno toplu

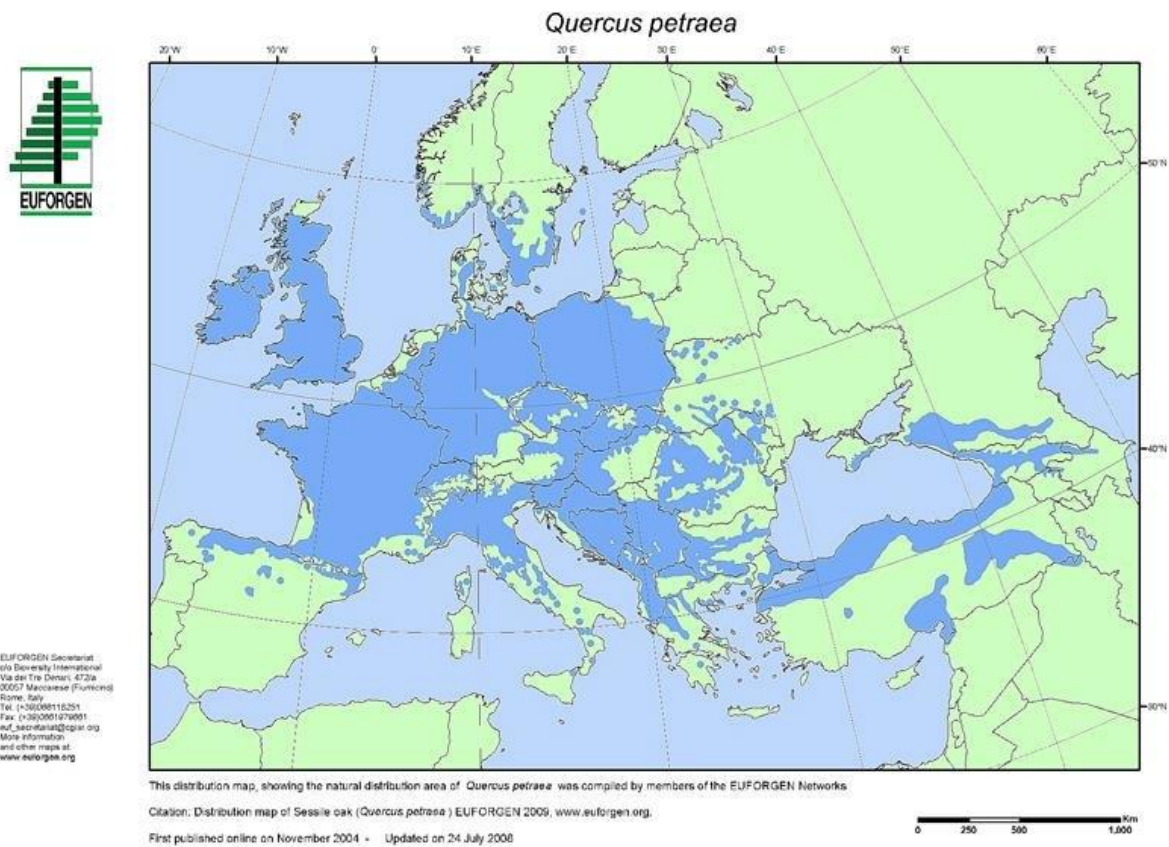
i kisela staništa unutar brdovitim zona (Ellenberg i Leuschner 2009). Mješovite sastojine hrasta kitnjaka i obične bukve od prirode se pojavljuju u brdskom pojasu na mjestima gdje suhi i topli ekološki uvjeti u određenoj mjeri ograničavaju rast obične bukve do razine da hrast kitnjak može dobro podnositi njenu konkurenciju (Pretsch i dr. 2013) ili gdje se uzgojnim postupcima potiče hrast kitnjak na uštrb obične bukve (Mette i dr. 2013). Na takvim staništima prisutan je veliki raspon godišnjih količina oborina, od oko 700 mm u istočnoj Hrvatskoj do preko 1200 mm u sjeverozapadnoj Hrvatskoj (Seletković i Katušin 1992, Vukelić 2012).

Rasprostranjenost ovih vrsta drveća znatno se mijenjala tijekom proteka vremena, a svoj današnji areal zauzele su negdje u razdoblju 5000. do 4000. godine pr. Kr. Nakon posljednjeg ledenog doba, europski listopadni hrast je brzo proširio svoj areal sa juga prema sjeveru. Tijekom određenog razdoblja je postao dominantan u srednjoj Europi, a kasnije su ljudske aktivnosti, poput krčenja šuma, dodatno oblikovali njegov areal. U Hrvatskoj je ljudski zahvat značajno utjecao na rasprostranjenost kitnjakovih šuma u odnosu na bukove, budući da su šume hrasta kitnjaka prisutne u brežuljkastim područjima koja su pogodnija za život i gospodarsku djelatnost (Vukelić 2012).

Za razliku od hrasta kitnjaka, bukva se širila sporije i u to vrijeme je zauzimala oko 50 % potencijalnog europskog teritorija na kojem se danas može naći. Vrhunac je dosegla na početku značajnijeg ljudskog djelovanja koje je smanjivalo površine pod šumama (Brewer i dr. 2002; Giesecke i dr. 2017). S napretkom ljudskog društva ljudi su počeli sve značajnije utjecati na šumu i time mijenjati rasprostranjenost biljnih vrsta, osobito drveća. U početku je to bilo čistom sječom šuma, a kasnije raznim oblicima gospodarenja. Današnja rasprostranjenost čistih i mješovitih šuma obične bukve i hrasta kitnjaka nastala je kao rezultat kombinacije različitih ljudskih i prirodnih utjecaja.



Slika 3. Današnja rasprostranjenost obične bukve u Europi
(Izvor: EUFORGEN, *Fagus sylvatica* www.euforgen.org (Pristupljeno 13.09.2023.))



Slika 4. Današnja rasprostranjenost hrasta kitnjaka u Europi
 (Izvor: EUFORGEN, *Quercus petraea* www.euforgen.org (Pristupljeno 13.09.2023.))

1.1.1. Anatomska građa lista

U kontekstu biljne anatomije, jedan od vegetativnih biljnih organa je list. Listovi su ključni dijelovi biljaka i obavljaju različite funkcije koje su od vitalnog značaja za njihov opstanak i rast. Nekoliko glavnih funkcija listova: funkcija fotosinteze, disanja, transpiracija, funkcija skladišta hranjivih tvari, zaštite, funkcija u reprodukciji i u percepciji okoline. Ove različite funkcije listova čine ih ključnim organima biljaka jer omogućuju biljkama da rastu, razvijaju se i prežive u svojim specifičnim okolišima (Franjić i dr. 2008).

Listovi hrasta kitnjaka i obične bukve spadaju u skupinu dorziventralnih listova. Dorziventralni listovi su poseban tip listova koji imaju različito izražene gornje i donje strane. Gornja strana često ima manji broj otvora tzv. puči, dok se na donjoj strani obično nalazi veći broj puči koji reguliraju unos plinova i gubitak vode. Unutar listova, između gornjeg i donjeg sloja epiderme, nalazi se sloj parenhimskih stanica koji se sastoji od dvije glavne vrste: palisadnog i spužvastog parenhima (Franjić i dr. 2008). Palisadno parenhimsko staničje sadrži stanice s velikim brojem kloroplasta, što ih čini optimalnim za fotosintezu. S druge strane, spužvasto parenhimsko staničje igra ključnu ulogu u izmjeni plinova te u skladištenju vode. Ova unutarnja struktura lista ima izravan utjecaj na fiziološke procese u biljci kao i na ukupnu proizvodnju biljne mase. Listovi su ključni za apsorpciju svjetla, izmjenu plinova te transport vode i hranjivih tvari. Sveukupno razumijevanje anatomske strukture lista je od suštinskog značaja za pravilno funkcioniranje biljaka, procesa fotosinteze te njihovog rasta i razvoja (Bačić 2003).

Na anatomsku strukturu lišća utječu čimbenici iz okoliša kao što su svjetlost, temperatura, dostupnost vode i koncentracija CO₂. Među njima, svjetlosni uvjeti imaju najveći utjecaj, što dovodi do razlike između listova sunca i listova sjene. Obje vrste lišća mogu rasti na istoj biljci. Listovi sunca i sjene razlikuju se po raznim anatomskim značajkama kao što su omjer palisadnog i spužvastog parenhima, debljina lista, kutikule, broj i struktura kloroplasta. (Lambers i dr. 2008, Pallardy 2008).

Istraživanja utjecaja suše i visokih temperatura na strukturu lišća, posebice kod raznih vrsta hrastova, pokazuju smanjenu lisnu površinu, promjene u omjeru palisadnog i spužvastog parenhima te smanjenu specifičnu lisnu površinu i dr. (Kubiske i Abrams 1992, Gratani i dr. 2003, Günthardt-Georg i dr. 2013). Međutim, zbog složenog međudjelovanja različitih ekoloških čimbenika na anatomiju lista, teško je izolirati pojedinačni utjecaj svakog čimbenika (Günthardt-Georg i dr. 2013).

1.2. Funkcionalne značajke lišća

Posljednjih godina značajna pozornost usmjerena je na mjerenje funkcionalnih svojstava lišća u ekofiziološkim istraživanjima biljaka. Ta su svojstva obično lako mjerljiva i ključna za temeljne fiziološke procese kao što je fotosinteza i vodni status, a koji u značajnoj mjeri utječu na ukupnu produktivnost i opće stanje biljke (Ackerly i dr. 2000, Wright i dr. 2004). Značajna funkcionalna varijabilnost, posebno izražena u rodovima *Quercus* i *Fagus* (usp. Gil-Pelegrín i dr. 2017), pokazuje značajnu fenotipsku plastičnost, definiranu kao sposobnost pojedinačnih organizama i populacija da prilagode svoj fenotip putem morfoloških i/ili fizioloških modifikacija kao odgovor na promjenjive uvjete okoliša (Sultan 2000). Velika varijabilnost funkcionalnih značajki omogućuje biljkama da se prilagode različitim uvjetima okoliša, a istraživanje funkcionalnih svojstava lišća daje važne uvide u interakciju između biljaka i njihovog okoliša (Chai i dr. 2015). Znamo da je fenotipska plastičnost potaknuta okolišnim čimbenicima, ali ona također može imati genetsku osnovu kroz lokalnu prilagodbu prevladavajućim uvjetima okoline. Stoga lokalna prilagodba putem prirodne selekcije dovodi do genetskih promjena u vrstama ili njihovim provenijencijama (De Jong 2005). Dakle, razlike u funkcionalnim svojstvima među različitim vrstama ili njihovim provenijencijama mogu proizaći iz genetskih varijacija ili fenotipske plastičnosti izazvane okolišem, često predstavljajući kombinaciju oba čimbenika.

Povezanost između funkcionalnih svojstava biljaka i prilagodbe na različite stanišne uvjete najbolje je prikazana u teoriji o ekonomskom spektru biljaka (*leaf economic spectrum* – LES), koja definira ravnotežu između trajanja listova i maksimalne stope fotosinteze, odnosno kompromis između dvije temeljne funkcionalne strategije biljaka. Prvu strategiju (stjecanje resursa) karakterizira veća stopama fotosinteze i brži rast, dok drugu strategiju (očuvanje resursa), karakterizira sposobnost skladištenja ugljikohidrata i prilagodba na okruženje koje oskudijeva resursima (Westoby i dr. 2002, Wright i dr. 2004).

Jedna od mjerenih funkcionalnih značajki kojom se mjere te strategije je specifična lisna površina (*specific leaf area* – SLA). Njome izračunavamo površinu lista u odnosu na masu njegove suhe tvari i to prema sljedećoj formuli: $SLA = \text{površina lista (cm}^2\text{)} / \text{masa njegove suhe tvari (g)}$. Specifična lisna površina daje informaciju o tome koliko je površina lista učinkovita u obavljanju različitih funkcija, kao što su to fotosinteza, transpiracija i razmjena plinova s okolinom. (Lamont i dr. 2002, Wright i dr. 2004, 2005). Niža vrijednost SLA obično ukazuje na deblje i gušće listove koji dulje zadržavaju vodu, što im omogućuje preživljavanje u sušnijim staništima i staništima oskudnim hranivima. Viša vrijednost SLA ukazuje na tanje i lakše listove s većom površinom što omogućuje biljkama brzi rast i povećanu sposobnost fotosinteze čime se maksimalno iskorištava raspoloživa svjetlost u uvjetima gdje je dostupnost svjetlosti ograničena (Peppe i dr. 2011). SLA se često koristi u ekološkim istraživanjima kako bi se bolje razumjelo kako biljke reagiraju na različite uvjete okoline, uključujući svjetlost, temperaturu i dostupnost vode. Sukladno tome, igra ključnu ulogu u proučavanju biljaka, njihovih ekoloških adaptacija i njihove interakcije s okolinom (Kubiske i Abrams 1992, Gratani i dr. 2003, Günthardt-Georg i dr. 2013).

Brojna dosad provedena istraživanja pokazuju jasnu vezu između funkcionalnih karakteristika lišća i klimatskih uvjeta u prirodnom staništu proučavanih biljnih vrsta (Niinemets 2001, Wright i dr. 2004, 2005, Reich i dr. 2007). Spomenuta istraživanja sugeriraju da povećanjem prosječne godišnje količine oborina na određenom staništu dolazi do povećanja površine lišća (Peppe i suradnici 2011) i smanjenja sklerofilnosti lišća, što se izražava kao veći omjer površine lista i mase suhe tvari lista tj. dobiva se veći SLA (Lamont i dr. 2002, Wright i dr. 2004, 2005). Ta prilagodba je posebno izražena u ljetnim mjesecima kada za vrijeme vegetacije nedostaje vode. Naime, list kao glavni organ za fotosintezu, mora biti optimalno prilagođen specifičnim uvjetima staništa te mora moći prilagoditi svoju

strukturu kako bi omogućio preživljavanje biljke pod promjenjivim uvjetima staništa. Dugotrajne ljetne suše su jedan od ključnih ekoloških čimbenika koji ograničavaju rast biljnih vrsta na određenim područjima (Mediavilla i Escudero 2003, Nardini i dr. 2014, Niinemets i Keenan 2014). Različite morfološke i fiziološke karakteristike biljnih vrsta često se tumače kao prilagodbe na različite ekološke uvjete. Tako se, na primjer, prisutnost tvrdog i debelog lišća smanjene transpiracijske površine kod mediteranskih drvenastih vrsta, obično interpretira kao funkcionalna prilagodba koja omogućuje biljkama preživljavanje intenzivnog sušnog stresa ljeti (Lamont i dr. 2002, Baldocchi i Xu 2007, Sardans i Peñuelas 2013). Ranija istraživanja pokazuju da je manji SLA povezan s većom sklerofilnosti lišća, odnosno s većom aridnošću staništa (Lamont 2002, Gil-Pelegrín i dr. 2017).

Još jedna funkcionalna značajka lišća je sadržaj suhe tvari u listu (*leaf dry matter content* - LDMC). Njome izračunavamo količinu suhe tvari prisutne u masi lista, ne uključujući vodu. Obično se izražava kao postotak mase lista, koja predstavlja suhu tvar, u odnosu na ukupnu masu lista (Hodgson i dr. 2011). LDMC pomaže u razumijevanju gustoće i kvalitete lista. Izračunavanje obično uključuje izrezivanje uzoraka lista koji se dobro operu kako bi se uklonila prljavština ili nečistoće. Potom slijedi sušenje odnosno rehidratizacija uzoraka te se nakon toga može izračunati sadržaj suhe tvari. Sadržaj suhe tvari izračunava se dijeljenjem mase suhe tvari (dobivene nakon sušenja) s ukupnom masom lista i množenjem s 100 kako bi se dobio postotak. Varira kod različitih biljnih vrsta i ovisi o mnogim čimbenicima, uključujući tip lišća, dob biljke, uvjete okoline i godišnje doba. LDMC pruža informacije o gustoći i kvaliteti lišća te se koristi u istraživanjima koja se bave ekološkim prilagodbama biljaka na različite uvjete okoline i razumijevanjem njihove funkcije u ekosustavima (Masarovičová i dr. 2018).

1.3. Utjecaj suše na fiziologiju hrasta kitnjaka i obične bukve

Promjene uvjeta okoliša u kojima biljka živi, a koji značajno odstupaju od optimalnih za njen rast i razvoj, biljka percipira kao stresno stanje. Na razini cijelog organizma stanje stresa u biljci izaziva različite reakcije i promjene kod strukturnih i funkcionalnih procesa. Inicijalni nepovoljni utjecaj stresa destabilizira normalne funkcije stanica. Ovisno o intenzitetu i trajanju, mogu se pokrenuti procesi za povratak u normalno stanje te čak povećanje otpornosti biljke. No, ako stres premaši toleranciju biljke i ne može se postići adekvatna prilagodba, to može dovesti do trajnih oštećenja ili čak smrti biljke. Različiti okolišni čimbenici izazivaju stres u različitim vremenskim razdobljima. Kao primjer uzmimo promjenu temperature koja postaje stresna za biljke nakon samo nekoliko minuta, dok nedostatak ili višak vode u tlu postaju stresni faktori nakon nekoliko dana ili tjedana. Nedostatak određenih mineralnih tvari izaziva stres biljkama nakon samo nekoliko mjeseci (Škvorc 2013).

Fiziološki odgovor biljaka i šumskog drveća na različitu vlažnost staništa i edafske prilike je promjena u njihovom alometrijskom rastu. Ova promjena uzrokovana je različitim brzinom rasta korijena koji je odgovoran za apsorpciju podzemnih resursa poput vode i mineralnih hranjiva (Bloom i dr. 1985, Enquist i Niklas 2002, Verónica i dr. 2009, Lynch i dr. 2012, Mao i dr. 2012). Iz dosad provedenih istraživanja saznajemo da se kitnjak, pod utjecajem promjena u vlažnosti staništa, uglavnom usmjerava na apsorpciju vode koja se nalazi u dubljim slojevima tla pomoću žile srčanice. Ovo mu omogućava bolju osmotsku prilagodbu, pri regulaciji unosa vode, (Kaproth i Cavender-Bares 2016) i smanjenju negativnog učinka gubitka vode iz tkiva zbog transpiracije tijekom sušnih razdoblja (Thomas i Gausling 2000, Allen 2015). S druge strane, bukva se više koncentrira na apsorpciju oborinske vode iz plićih slojeva tla putem sitnog korijena (Hertel i dr. 2013, Knutzen i dr. 2015, Leushner 2020). To postiže intenzivnom proizvodnjom i obnovom sitnog korijena koje je još neodrvnjelo i time fiziološki aktivnije i efikasnije u apsorpciji vode. Uz povećanu proizvodnju novog korijenja istovremeno odbacuje velike količine starog (Meier i Leuschner 2008, Nikolova i dr. 2020). Tako intenzivna obnova i proizvodnja sitnog korijena ima negativan utjecaj na produkciju ukupne biomase, što je vidljivo s obzirom na kitnjak, ali i ostale konkurentske vrste (Leushner i dr. 2001a, 2001b). Sukladno tome, očekuje se narušavanje postojeće konkurentske ravnoteže između hrasta kitnjaka i obične bukve.

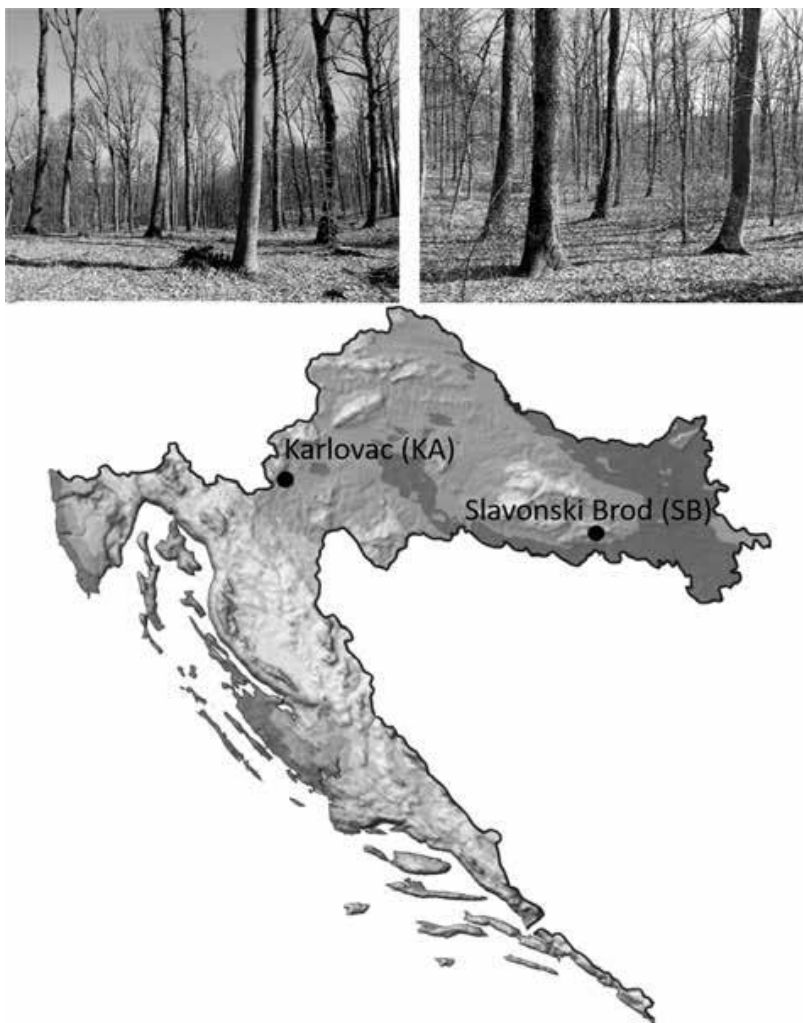
Utjecaj spomenutih klimatskih promjena, konkretno na karakteristike tla, porast temperature i promjene u količini padalina, uvelike utječu na distribuciju biljnih vrsta unutar šumskih zajednica, njihovu dinamiku i cjelokupno funkcioniranje šumskog ekosustava. Klimatske promjene uzrokovane čovjekom već su uvelike u tijeku, što je vidljivo iz porasta prosječne globalne temperature za $>1,0^{\circ}\text{C}$ u prošlom stoljeću i značajnih promjena u količini padalina (Lin i dr. 2021). U budućnosti se očekuje porast temperature i smanjenje količine oborina tijekom vegetacije, pa se predviđa da bi hrast kitnjak mogao potisnuti običnu bukvu zbog njene osjetljivosti na sušu. Naime, hrast kitnjak prilagođen je funkcionalnim svojstvima i fiziološkim mehanizmima na sušnije uvjete i bolji oporavak od sušnog stresa. To se vidi u sklerofilnosti listova i ranijem zatvaranju puči pod istom razinom sušnog stresa. Time se smanjuje intenzitet fotosinteze i rizik od kavitacije u provodnom sustavu. (Leuschner i dr. 2001, Raftoyannis i Radoglou 2002, Breda i dr. 2006). Međutim, rasprostranjenost bukve u Hrvatskoj i njezina raširenost u gotovo svim bioklimatima govore o eurivalentnosti bukve kao vrste. Smatra se kako bi visoka fenotipska plastičnost trebala, u određenoj mjeri, omogućiti bukvi prilagodbu na buduće suše stanišne uvjete.

1.4.Cilj istraživanja

Sukladno navedenom, bitno je razumjeti kako će klimatske promjene utjecati na različite vrste i njihove provenijencije, a kako bi smo to doznali treba istraživati i mjeriti lako mjerljiva svojstva biljaka koja su usko povezana s njihovim cjelokupnim funkcioniranjem. Stoga ovim istraživanjem ispitujemo funkcionalna svojstva lišća mladih biljaka bukve i hrasta kitnjaka podrijetlom iz dvije provenijencije kako bi se mogao utvrditi utjecaj suše na specifičnu lisnu površinu ispitivanih vrsta.

2. MATERIJALI I METODE

Za ovo istraživanje koristio se pomladak sadnica koje potječu iz dvije zrele mješovite sastojine (provenijencija). Jedna se nalazi u blizini Karlovca, a druga u Dilju kod Slavenskog Broda (Slika 5). Obje proučavane sastojine pripadaju istoj biljnoj zajednici (*Epimedio-Carpinetum betuli*/ Horvat 1938/ Borhidi 1963) i dijele slične topografske i edafske uvjete odnosno kemijski sastav i mehaničku strukturu tla. Prema Köppenovoj klasifikaciji klime, obje provenijencije spadaju u umjereno toplu kišnu klimatsku zonu, bez sušnog razdoblja. Karakterizira ih ravnomjerno raspoređene oborine tijekom cijele godine, s najsušnijim razdobljem u hladno godišnje doba sa razlikom u godišnjoj količini oborina. U Slavenskom Brodu, koji predstavlja suhu provenijenciju, padne oko 770 mm, a u Karlovcu, koji predstavlja kišnu provenijenciju, padne oko 1112 mm (Sever i dr. 2022).



Slika 5. Zemljopisni položaj provenijencija Karlovac i Slavonski Brod iz kojih potječe istraživani pomladak

(Izvor: Funkcionalna prilagodba lišća hrasta kitnjaka i obične bukve na različite stanišne prilike <https://hrcak.srce.hr/file/415987> (Pristupljeno 13.09.2023))

Istraživani pomladak, hrasta kitnjaka i obične bukve, star je pet godina. Uzgojen je u pokusnom nasadu podignutom u rasadniku Fakulteta šumarstva i drvne tehnologije u Zagrebu (Slika 6.). Presađivanje mladica obje provenijencije u pokusni nasad obavljeno je početkom ožujka 2021. godine na površini od cca 1 ha ispod 50 matičnih stabala (Sever i dr. 2022). U proljeće 2021. godine osnovan je pokusni nasad, a biljke su posađene u supstrat Klasmann-Deilmann TS 3 (pH 6.0).

Početak lipnja 2022. uzorkovano je po 20 listova sa svake od 24 biljke u pokusnom nasadu: 12 biljaka obične bukve i 12 biljaka hrasta kitnjaka, pri čemu je polovica svake vrste bila iz provenijencije Karlovac, a polovica iz provenijencije Slavonski Brod. Nakon uzorkovanja, listovi su stavljani u destiliranu vodu i ostavljeni u hladnjaku 24 sata da se rehidratiziraju, a zatim su obrađeni u laboratoriju. Svakom je listu izmjerena masa u svježem stanju te je skeniran kako bi se kasnije mogla izračunati njegova površina (LA). Površina skeniranog lišća izračunata je pomoću softverskog paketa WinFOLIA (Regent Instruments INC., Quebec City, Kanada). Nakon što je lišće osušeno u sušioniku na 60°C te ostavljeno tako 48 sati, izračunata mu je masa u suhom stanju (LDMC), a potom i specifična lisna površina (SLA).

SLA (cm²/mg) je izračunata pomoću formule: površina lista (cm²) / masa njegove suhe tvari (g), a LDMC (mg/g) pomoću formule: suha lisna masa (mg) / masa rehidratiziranog lista (g).

Prikupljeni podaci obrađeni su deskriptivnom statističkom analizom. Značajnost razlika testirana je analizom varijance. Analizirani čimbenici uključivali su vrstu, provenijenciju i jedinku. Sve statističke analize provedene su pomoću programskog paketa Statistica (v. 14.0.0.15, TIBCO Software Inc.).



Slika 6. Pokusni nasad u rasadniku Fakulteta šumarstva i drvne tehnologije

(Izvor: Utjecaj suše na broj puči kod obične bukve i hrasta kitnjaka

<https://repositorij.sumfak.unizg.hr/islandora/object/sumfak%3A3182/datastream/PDF/view> (Pristupljeno 13.09.2023)

3. REZULTATI I RASPRAVA

Dobivene vrijednosti svih mjerenih značajki listova hrasta kitnjaka i obične bukve nalaze se unutar raspona koji su utvrđene u drugim istraživanjima navedenih vrsta u drugim dijelovima areala (usp. Tablica 1, Graf 1-3, Bruschi 2010, Bresson i dr. 2011, Stojnić i dr. 2015, Forey i dr. 2016).

Provedena analiza je pokazala da postoje značajne razlike između biljaka obične bukve i hrasta kitnjaka prema svim mjerenim značajkama listova (Tablica 2). Pri tome jedinke obične bukve imaju manju prosječnu površinu listova, manju specifičnu lisnu površinu i manji sadržaj suhe tvari u listovima u odnosu na hrast kitnjak. Ovakve razlike u značajkama listovima između navedenih vrsta utvrđene su i u prijašnjim istraživanjima. One se mogu objasniti različitim funkcionalnim strategijama i te različitom anatomskom građom listova tih vrsta. Te razlike su rezultat njihove prilagodbe različitim ekološkim uvjetima u kojima pridelaze. Naime, obična bukva puno bolje podnosi zasjenjene uvjete, a kitnjak je bolje prilagođen sušnijim uvjetima u zraku i tlu. Tako se u literaturi obično navodi da obična bukva ima manje listove, ali veću ukupnu površinu listova na razini cijele jedinke, dok s druge strane hrast kitnjak ima deblje listove čija su tkiva više sklerenhimatizirana. Listovi hrasta kitnjaka imaju veći sadržaj suhe tvari i manju specifičnu lisnu površinu (usp. Valladares i dr. 2002, Bresson i dr. 2011, Forrester 2017).

Ovakva funkcionalna građa listova omogućuje običnoj bukvi da formira veliku ukupnu površinu listova s manjim ulaganjem u njihovu građu, odnosno optimalnom potrošnjom ugljikohidrata i drugih tvari. To joj omogućuje vrlo učinkovitu fotosintetsku proizvodnju ugljikohidrata što na kraju dovodi da je to vrlo kompetitivna vrsta. Međutim, nedostatak joj je taj što nije morfološki prilagođena na sušu. Zbog nedostatka vode ta bi mana mogla povremeno ograničiti njenu produktivnost. Međutim, na temelju dostupnih literaturnih informacija može se pretpostaviti da njena slabija otpornost na sušu neće značajno smanjiti njezinu kompetitivnost u odnosu na druge vrste drveća, pa tako i hrastove (Backes i Leuschner 2000).

Osim između vrsta, utvrđene su i značajne razlike između jedinki unutar provenijencija kod obje vrste za sve mjerene značajke (Tablica 2). To znači da unutar provenijencija postoji značajna fenotipska, pa tako i funkcionalna varijabilnost. Nadalje, uočeno je da obična bukva pokazuje veću varijabilnost u svim mjerenim funkcionalnim svojstvima (Tablica 1).

Tablica 1. Deskriptivne statističke značajke mjerenih funkcionalnih značajki listova. LA – površina lišća, SLA – specifična lisna površina, LDMC – sadržaj suhe tvari

Funkcionalne značajke		<i>Fagus sylvatica</i>		<i>Quercus petraea</i>	
		Karlovac	Slavonski brod	Karlovac	Slavonski brod
LA	A	16,62	16,19	24,88	23,57
	SD	6,76	7,97	9,71	9,76
	CV	0,41	0,49	0,39	0,41
SLA	A	299,72	295,22	190,66	189,00
	SD	95,30	81,50	29,30	31,80
	CV	0,32	0,28	0,15	0,17
LDMC	A	335,54	354,08	374,44	384,13
	SD	48,46	58,39	38,87	35,27
	CV	0,14	0,16	0,10	0,09

* A – aritmetička sredina, SD – standardna devijacija, CV – koeficijent varijabilnosti

Hrast kitnjak je bolje prilagođen sušnim uvjetima te je moguće da će se zbog nastupajućih globalnih klimatskih promjena proširiti na staništa obične bukve, međutim ona posjeduje veliku varijabilnost funkcionalnih značajki, što će joj vjerojatno omogućiti vrlo dobru prilagodbu budućim sušnijim stanišnim uvjetima. Velika varijabilnost funkcionalnih značajki je pozitivna osobina za biljke u nadolazećim uvjetima globalnih promjena klime. Naime, provenijencije s većom varijabilnošću imati će veću mogućnost prilagodbe povećanoj varijabilnosti okoliša.

Sukladno tome, Petrik i dr. (2020) smatraju da različite provenijencije obične bukve imaju veliku mogućnost aklimatizacije i adaptacije nakon presađivanja na novo stanište s različitim ekološkim značajkama u odnosu na one iz kojih potječu.

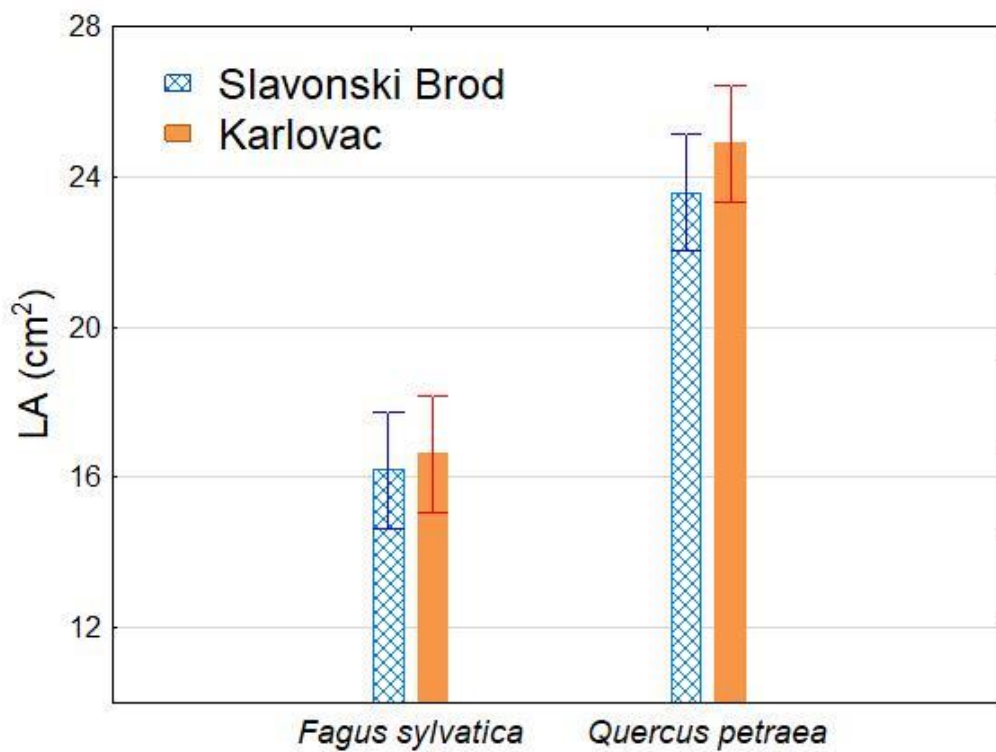
Brojna dosadašnja istraživanja utvrdila su razlike među provenijencijama iste vrste drveća u pogledu funkcionalnih svojstava lista, s obzirom na klimatske uvjete njihovih prirodnih staništa (Wright i dr. 2004, Bresson i dr. 2011). Takva istraživanja pokazuju kako smanjenje prosječne godišnje količine oborina u staništu dovodi do smanjenja lisne površine (Peppe i dr. 2011) što rezultira povećanjem sklerofilnosti lišća izraženom kroz veći sadržaj suhe tvari i manjom specifičnom lisnom površinom (Lamont i dr. 2002). Takva strategija dovodi do toga da biljke na sušnim staništima uspješnije čuvaju resurse proizvedene u fotosintezi (Masarovičová i dr. 2018).

Potrebno je istaknuti da su razlike u funkcionalnim značajkama listova utvrđene u ovom pokusu zabilježene kod biljaka koje su rasle u istim okolišnim uvjetima. To može ukazivati na to da su utvrđene razlike između provenijencija barem djelomično rezultat genetske adaptacije lokalnim uvjetima staništa. Funkcionalne razlike između različitih provenijencija istih vrsta može se uočiti kod biljaka koje rastu u identičnim eksperimentalnim uvjetima (usp. Škvorc i dr. 2021), međutim te razlike su puno izraženije kod biljaka koje rastu u prirodnim, originalnim sastojinama (usp. Bresson i dr. 2011).

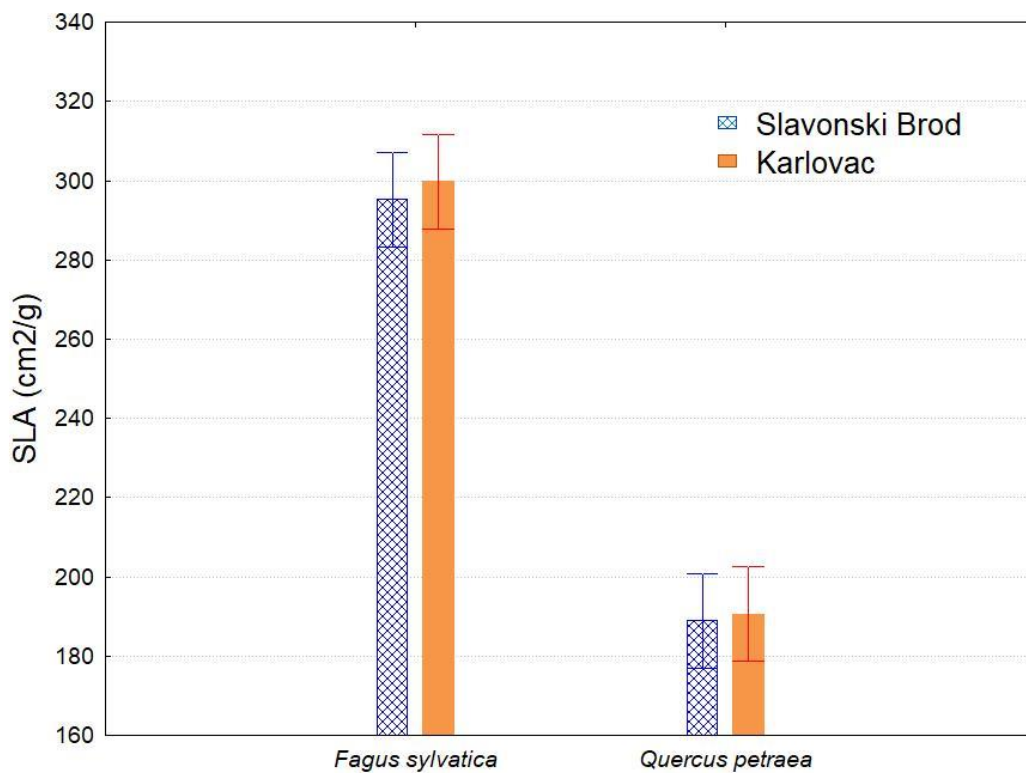
Da bi se moglo bolje predvidjeti kakva će biti prilagodba obične bukve, hrasta kitnjaka i drugih vrsta šumskog drveća na očekivane globalne klimatske promjene, trebalo bi detaljnije istražiti varijabilnost drugih funkcionalnih značajki, te utvrditi povezanost varijabilnosti anatomskih i morfoloških svojstava s varijabilnošću čimbenika okoliša. Zbog toga je potrebno istraživanja proširiti i uključiti veći broj provenijencija i različitih funkcionalnih značajki.

Tablica 2. Rezultati analize varijance za funkcionalne značajke lista obične bukve i hrasta kitnjaka. Podebljane su statistički značajne razlike ($p < 0,001$). LA – površina lišća, SLA – specifična lisna površina, LDMC – sadržaj suhe tvari

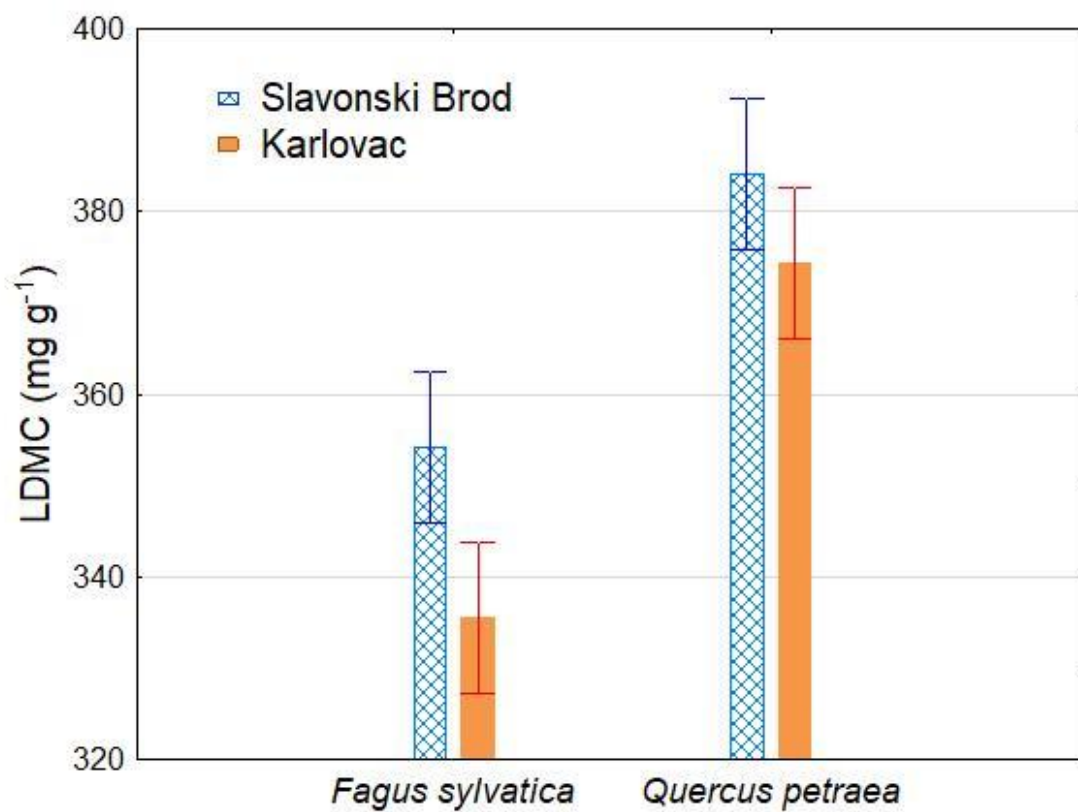
Funkcion alna	Vrsta		Provenijencija		Biljka	
	F	p	F	p	F	p
LA	98,3	<0,001	1,2	0,269	9,1	<0,001
SLA	1126,8	<0,001	0,1	0,900	31,1	<0,001
LDMC	106,1	<0,001	17,8	<0,001	14,3	<0,001



Graf 1. Srednje vrijednosti i intervali pouzdanosti za površinu listova (LA) kod dviju provenijencija hrasta kitnjaka i obične bukve.



Graf 2. Srednje vrijednosti i intervali pouzdanosti za specifičnu lisnu površinu (SLA) kod dviju provenijencija hrasta kitnjaka i obične bukve.



Graf 3. Srednje vrijednosti i intervali pouzdanosti za LDMC kod dviju provenijencija hrasta kitnjaka i obične bukve.

4. ZAKLJUČAK

Na temelju provedenog istraživanja može se izvući nekoliko zaključaka:

- Analiza funkcionalnih svojstava lista pokazala su da je hrast kitnjak bolje prilagođen sušnim uvjetima u odnosu na običnu bukvu, što je u skladu s podacima iz literature.
- Zbog takvih funkcionalnih značajki hrast kitnjak bi zbog globalnih klimatskih promjena mogao postati konkurentniji u odnosu na običnu bukvu, posebice u mješovitim sastojinama.
- Međutim, obična je bukva pokazala veću varijabilnost mjerenih značajki što bi joj moglo omogućiti vrlo uspješnu prilagodbu na buduće sušnije stanišne uvjete.
- Za bolje razumijevanje kompetitivnih odnosa između ove dvije vrste potrebna su daljnja istraživanja koja bi uključila više provenijencija i druga funkcionalna i ekofiziološka svojstva.
- Utvrđene razlike između provenijencije Slavonski Brod (koja raste na sušem staništu) i provenijencije Karlovac (koja raste na vlažnijem staništu) ukazuju kod obje vrste na moguću ekotipsku diferencijaciju.
- Hrast kitnjak i obična bukva pokazuju značajan potencijal za funkcionalnu prilagodbu različitim klimatskim uvjetima.

5. LITERATURA

1. Ackerly, D. D., S. A. Dudley, S. E. Sultan, J. Schmitt, J. S. Coleman, C. R. Linder, ... M. J. Lechowicz, 2000: The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions: new research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *Bioscience*, 50(11): 979–995. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0979:TEOPET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0979:TEOPET]2.0.CO;2)
2. Backes, K., C. Leuschner, 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. <https://doi.org/10.1139/x99-205>
3. Bačić, T., 2003: Morfologija i anatomija bilja. Sveučilište J.J. Strossmayera, Osijek, 45-48, 256 str.
4. Bréda, N., R. Huc, A. Granier, E. Dreyer, 2006: Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63: 625–644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
5. Bresson, C. C., Vitasse, Y., Kremer, A., Delzon, S., 2011: To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree physiology*, 31(11), 1164-1174.
6. Brewer, S., R. Cheddadi, J. L. de Beaulieu, M. Reille, 2002: The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest ecology and management*, 156(1–3): 27–48. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00646-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00646-6)
7. Bruschi, P., 2010. Geographical variation in morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. as related to drought stress. *Plant Biosystems*, 144(2): 298-307.
8. De Jong, G., 2005: Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, 166(1): 101–117. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01322.x>
9. Europska unija 2020: Što su klimatske promjene? https://youth.europa.eu/get-involved/sustainable-development/what-climate-change_hr (Pristupljeno 29.08.2023.)
10. Fang, J., Lechowicz, J., 2006: Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus L.*) species in the world, *J Biog*, 33: 1804-1819.
11. Forrester, D. I., I. H. H. Tachauer, P. Annighoefer, I. Barbeito, H. Pretzsch, R. Ruiz-Peinado, ..., G. W. Sileshi, 2017: Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *Forest Ecology and Management*, 396: 160–175. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.011>
12. Franjić, J., Škvorc, Ž., 2010: Šumsko drveće i grmlje Hrvatske. Sveučilište u Zagrebu - Šumarski fakultet, Zagreb, 292 str.
13. Franjić, J., Škvorc, Ž., Trinajstić, I., 2008: Anatomija bilja. Interna skripta, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb, 50 str.
14. Giesecke, T., S. Brewer, W. Finsinger, M. Leydet, R. H. Bradshaw, 2017: Patterns and dynamics of European vegetation change over the last 15,000 years. *Journal of Biogeography*, 44(7): 1441–1456. <https://doi.org/10.1111/jbi.12974>
15. Gil-Pelegrín, E., M. Á. Saz, J. M. Cuadrat, J. J. Peguero-Pina, D. Sancho-Knapik (ur.), 2017: Oaks physiological ecology. Exploring the functional diversity of genus *Quercus L.*, Springer, Cham, 137–193.
16. Hodgson, J. G., G. Montserrat-Martí, M. Charles, G. Jones, P. Wilson, B. Shipley, M. Sharafi, M., B. E. L. Cerabolini, J. H. C. Cornelissen, S. R. Band, A. Bogard, P. Castro-Díez, J. Guerrero-Campo, C. Palmer, M. C. Perez-Rontome, G. Carter, A. Hynd, A., Romo-Díez, L. de Torres Espunyand, F. Royo Pla, 2011: Is leaf dry matter content a better predictor of

- soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108(7): 1337–1345. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr225>
17. Lamont, B. B., P. K. Groom, R. M. Cowling, 2002: High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. *Functional Ecology*, 16(3): 403–412. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00631.x>
 18. Leuschner, C., K. Backes, D. Hertel, F. Schipka, U. Schmitt, O. Terborg, M. Runge, 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(1–3): 33–46. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00543-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00543-0)
 19. Masarovičová, E., M. Májeková, I. Vykouková, 2018: Functional Traits and Plasticity of Plants. U: M. Pessaraki (ur.). *Handbook of photosynthesis*, CRC press.
 20. Mckay, J. K., Richards, J. H., Mitchell-Olds, T., 2003: Genetics of drought adaptation in *Arabidopsis thaliana*: I. Pleiotropy contributes to genetic correlations among ecological traits. *Molecular ecology*, 12(5), 1137–1151.
 21. Mette, T., K. Dolos, C. Meinardus, A. Brauning, R. Reineking, M. Blaschke, H. Pretzsch, C. Beierkuhnlein, A. Gohlke, C. Wellstein, 2013: Climatic turning point for beech and oak under climate change in Central Europe. *Ecosphere*, 4(12): 1–19. <https://doi.org/10.1890/ES13-00115.1>
 22. Peppe, D. J., D. L. Royer, B. Cariglino, S. Y. Oliver, S. Newman, E. Leight, G. Enikolopov, M. Fernandez-Burgos, F. Herrera, J. M. Adams, 2011: Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190(3): 724–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03615.x>
 23. Petrik, P., Petek, A., Konopkova, A., Bosela, M., Fleischer, P., Frydl, J., Kurjak, D., 2020: Stomatal and Leaf Morphology Response of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Provenances Transferred to Contrasting Climatic Conditions. *Forests*, 11, 1359.
 24. Pretzsch, H., K. Bielak, J. Block, A. Bruchwald, J. Dieler, H. P. Ehrhart, ... A. Zingg, 2013: Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, 132(2): 263–280. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0673-y>
 25. Raftoyannis, Y., K. Radoglou, 2002: Physiological responses of beech and sessile oak in a natural mixed stand during a dry summer. *Annals of Botany*, 89(6): 723–730. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf133>
 26. Sarker, B. C., Karmoker, J. L., Rashid, P., 2010: Effects of phosphorus deficiency on anatomical structures in maize (*Zea mays* L.). *Bangladesh Journal of Botany*, 39, 57–60.
 27. Seletković, Z., Z. Katušin, 1992: *Klima Hrvatske*. U: Šume u Hrvatskoj, Đ. Rauš (ur.), Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu – Hrvatske šume, Zagreb.
 28. Sever, K., Vukmirović, A., Hodak, L., Bogdan, S., Katičić Bogdan, I., Krstonošić, D., Karažija, T., Franjić, J., Škvorc, Ž., 2022: Funkcionalna prilagodba prirodnog pomlatka hrasta kitnjaka i obične bukve na različite stanišne prilike. *Šumarski list*, 146: 293–307.
 29. Stojnić, S., Orlović, S., Trudić, B., Živković, U., von Wuehlisch, G., Miljković, D., 2015: Phenotypic plasticity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) stomatal features under water deficit assessed in provenance trial. *Dendrobiology*, 73.
 30. Škvorc, Ž., Prugovečki, M., Užarević, Z., Bogdan, S., Ivanković, M., Sever, K., Katičić Bogdan, I., Krstonošić, D., Kovač, I., Franjić, J., 2018: Utjecaj staništa na anatomsku građu lista hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u pokusnim nasadima Koška i Vrbanja. *Radovi* 46: 1–12.
 31. Škvorc, Ž., Sever, J., Franjić, J. 2013: *Fiziologija šumskog drveća*. Interna skripta, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu.

32. Valladares, F., J. Chico, I. Aranda, L. Balaguer, P. Dizengremel, E. Manrique, E., Dreyer, 2002: The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees*, 16(6): 395–403. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0184-4>
33. Vukadinović, V., 2018: Suša i njene posljedice. <http://tlo-i-biljka.eu/Tekstovi/Susa.pdf> (Pristupljeno: 20.08.2023.).
34. Vukelić, J., 2012: Šumska vegetacija Hrvatske. Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet – Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb, 403 str.
35. Vukelić, J., Baričević, B., 2003: Šumske zajednice obične bukve u Hrvatskoj. U: S. Matic (ur.), Obična bukva (*Fagus sylvatica* L.) u Hrvatskoj. Zagreb: Akademija šumarskih znanosti, Hrvatske šume d.o.o., Grad Zagreb, Gradski ured za poljoprivredu i šumarstvo, 87-107 str.
36. Vukmirović, A., Sever, K., Krstonošić, D., Katičić Bogdan, I., Kunac, D., Škvorc, Ž., 2022: Funkcionalna prilagodba lišća hrasta kitnjaka i obične bukve na različite stanišne prilike. *Nova mehanizacija šumarstva*, 43: 67-76.
37. Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk, I. J. Wright, 2002: Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
38. Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, ..., R. Villar, 2004: The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>