

Morfološka varijabilnost jednoplodničkog gloga (*Crataegus monogyna* L.) i krušvine (*Pyrus spinoisa* Forsk.) na području Istre i sjeverne Dalmacije

Jurica, Marko

Undergraduate thesis / Završni rad

2024

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

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:108:540892>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-01-23**



Repository / Repozitorij:

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



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
FAKULTET ŠUMARSTVA I DRVNE TEHNOLOGIJE
ŠUMARSKI ODSJEK

PREDDIPLOMSKI STUDIJ
URBANO ŠUMARSTVO, ZAŠTITA PRIRODE I OKOLIŠA

MARKO JURICA

MORFOLOŠKA VARIJABILNOST JEDNOPLODNIČKOG GLOGA
(*Crataegus monogyna* Jacq.) I KRUŠVINE (*Pyrus spinosa* Forssk.) NA
PODRUČJU ISTRE I SJEVERNE DALMACIJE

ZAVRŠNI RAD

ZAGREB (RUJAN, 2024.)

PODACI O ZAVRŠNOM RADU

Zavod:	Zavod za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku
Predmet:	Dendrologija
Mentor:	Izv. prof. dr. sc. Igor Poljak
Asistent – znanstveni novak:	Antonio Vidaković, mag. ing. silv.
Student:	Marko Jurica
JMBAG:	0068239586
Akad. godina:	2023./2024.
Mjesto, datum obrane:	Fakultet šumarstva i drvne tehnologije Sveučilišta u Zagrebu, 20. rujna 2024. godine
Sadržaj rada:	Slika: 8 Tablica: 5 Navoda literature: 62 Stranica: 26
Sažetak:	<p>Ovaj završni rad istražuje morfološku varijabilnost listova i moguću hibridizaciju između dvije vrste iz porodice Rosaceae: običnog gloga (<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.) i krušvine (<i>Pyrus spinosa</i> Forssk.). Ove dvije vrste su taksonomski povezane i ispunjavaju mnoge preduvjete za uspješnu hibridizaciju, što nas je potaknulo na istraživanje mogućnosti postojanja hibrida nazvanog \times<i>Pyrocrataegus</i>. Istraživanje je provedeno duž istočne obale Jadrana, gdje su obje vrste široko rasprostranjene i često rastu zajedno u otvorenim šumama te na rubovima šuma i napuštenim poljoprivrednim površinama. Ispitivanje morfološke varijabilnosti temeljilo se na morfometrijskoj analizi sedam populacija koristeći deset morfoloških svojstava listova. Općenito, rezultati su pokazali veliku varijabilnost unutar i između istraživanih populacija, kao i jasnu diferencijaciju između dviju vrsta. Istraživanjem je utvrđeno i nekoliko intermedijarnih jedinki, s listovima nalik krušvini i glogu, što je upućivalo na moguću hibridizaciju između istraživanih vrsta. Međutim, kako je ponekad heteroblastija prisutna u vrsta iz roda <i>Pyrus</i>, s izbojcima koji imaju reznjaste listove slične glogu, dimorfizam bi također mogao biti rezultat ponovnog pojavljivanja juvenilnih listova na odraslim biljkama putem pomlađivanja. Za donošenje konačnog zaključka o postojanju hibridnih jedinki između ove dvije vrste, u sljedećem istraživanju potrebno je uključiti DNA markere i mnogo veći uzorak, posebno morfološki intermedijarnih jedinki po populaciji.</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, 20. rujna 2024. godine.

vlastoručni potpis

Marko Jurica

SADRŽAJ

1. UVOD.....	1
1.1. Rod <i>Pyrus</i> L.....	1
1.2. Rod <i>Crataegus</i> L.....	1
1.3. Hibridizacija između rodova <i>Pyrus</i> i <i>Crataegus</i>	2
1.4. Morfologija i biologija istraživanih vrsta	3
1.5. Prirodna rasprostranjenost i ekološke značajke istraživanih vrsta.....	5
1.6. Dosadašnja istraživanja morfološke varijabilnosti istraživanih vrsta.....	5
2. CILJ RADA	8
3. MATERIJAL I METODE	9
3.1. Biljni materijal	9
3.2. Morfometrijska analiza listova	10
3.3. Statistička obrada podataka.....	11
4. REZULTATI.....	12
4.1. Deskriptivna statistika.....	12
4.2. Multivarijatan indeks raznolikosti (MDI) i analiza molekularne varijance (AMOVA).....	15
4.3. Analiza glavnih sastavnica (PCA)	16
5. RASPRAVA	19
6. ZAKLJUČCI.....	21
7. LITERATURA	22

1. UVOD

1.1. Rod *Pyrus* L.

Rod *Pyrus* L. pripada porodici Rosaceae, koja se odlikuje velikim brojem rodova i rasprostire se gotovo po cijelom svijetu. Zbog taksonomske kompleksnosti roda, teško je odrediti točan broj vrsta, no on se najčešće kreće između 20 i 80, ovisno o autoru (Aldasoro i dr. 1996; Potter i dr. 2007; Bell i Itai 2010). Rod obuhvaća drvenaste vrste koje su rasprostranjene diljem umjerenog pojasa Europe, Azije i sjeverne Afrike. Listovi vrsta ovoga roda su jednostavni, okruglastog, jajastog ili duguljasto jajastog oblika, šiljastog ili tupog vrha te fino napiljenog ili cijelog ruba. Cvjetovi su dvospolni, bijele boje i u sredini sadrže 20-30 prašnika s crvenim, upečatljivim prašnicima. Cvjetanje se odvija u isto vrijeme kada i listanje, u travnju, ili neposredno nakon listanja. Plodovi su žuto-zelene boje, a sazrijevaju u periodu jeseni i zime, ovisi o vrsti. Plodovi divljih vrsta uglavnom su kuglastog oblika, rjeđe kruškoliki. Zbog dubokog korijenskog sustava kruške zahtijevaju dublja i dobro drenirana tla.

Divlje kruške prvenstveno rastu na dva tipa staništa: u mezofilnim šumama i na kserofitnim otvorenim staništima. Kserofitna staništa, koja su karakteristična za sušna i polusušna područja jugozapadne Azije, uključujući Kavkaz (Olson i dr. 2001), vjerojatno su odigrala važnu ulogu u diversifikaciji roda *Pyrus*. Velik broj vrsta iz ovoga roda raste upravo na takvim staništima. Na primjer, na području južnog Kavkaza zabilježeno je preko 30 vrsta krušaka. Smatra se da je ta raznolikost rezultat geografske i ekološke izoliranosti, prilagodbe na sušna staništa, prirodnog križanja te introgresije gena iz kultiviranih jedinki u prirodne populacije divljih krušaka (Korotkova i dr. 2018).

Smatra se da postoje tri centra raznolikosti krušaka, istočna Azija, Mediteran i Kavkaz (Zamani i dr. 2012). Nedostatak reproduktivnih barijera i posljedično lako križanje vrsta unutar roda rezultiralo je velikom raznolikošću vrsta. Rod je trenutno podijeljen u četiri sekcije: *Pyrus* sect. *Pyrus*, sect. *Xeropyrenia* Fed., sect. *Argyromalon* Fed. i sect. *Pashia* Koehne (Korotkova i dr. 2018). Prema Bell i Itai (2010) u Europi raste osam svojiti krušaka: *Pyrus communis* L., *P. cordata* Desv., *P. nivalis* Jacq., *P. × canescens* Sprach, *P. complexa* Rubtzov, *P. × salvifolia* DC, *P. elaeagnifolia* Pall. i *P. spinosa* Forssk.

1.2. Rod *Crataegus* L.

Rod *Crataegus* L. također pripada porodici Rosaceae te potporodici Maloideae. Zbog lake i česte hibridizacije unutar roda, točan broj vrsta je teško odrediti i najčešće varira između 200 i 300 (Phipps 2015). Rod je rasprostranjen u umjerenim područjima Sjeverne hemisfere, odnosno u Sjevernoj Americi, Europi te u istočnoj i središnjoj Aziji. Vrste ovoga roda najčešće rastu u obliku grmova, a rjeđe kao niža stabla, visine 5 do 15 m. Listovi su jako varijabilni, jednostavni su, cijelog, nazubljenog ili duboko urezanog ruba. Cvjetovi su bijele boje te na sebi imaju prašnike crvene boje, a samo cvjetanje se odvija u travnju i svibnju. Miris cvjetova je veoma specifičan, nekima neugodan, a uzrokuju ga trimetilamini

(Edwards i dr. 2012). Jezgričasti plodovi su morfološki također jako varijabilni, a po boji variraju od žutih, preko crvenih do crnih (Phipps i dr. 2003). Smatra se da se je ovaj rod pojavio u geološkom periodu krede, a postao široko rasprostranjen tijekom tercijara. Iako u Europi postoji manje vrsta u odnosu na Sjevernu Ameriku, one su široko rasprostranjene i česte, pogotovo na otvorenim pašnjacima, napuštenim poljoprivrednim površinama i rubovima šuma (Ibrahimov i dr. 2020).

Rod je podijeljen u 40 sekcija, a centrom raznolikosti se smatra Mala Azija i Iran (Dönmez 2004). U Hrvatskoj glogovi rastu u šumama, šikarama te na livadama i rubovima šuma, a najčešće vrste su (Herman 1971): obični glog (*Crataegus leavigata* (Poir.) DC.) i jednoplodnički glog (*C. monogyna* Jacq.). Osim ove dvije vrste u Hrvatskoj imamo i dvije rijetke vrste gloga, a to su: crni glog (*C. nigra* Waldst. et Kit.) i peterovratni glog (*C. pentagyna* Willd.).

1.3. Hibridizacija između rodova *Pyrus* i *Crataegus*

S više od 3000 vrsta u više od 90 rodova, porodica ruža (Rosaceae) jedna je od najraznovrsnijih porodica kritosjemenjača (Zhang i dr. 2017). Porodica uključuje mnoge ekološki i ekonomski važne vrste koje sadrže cijeli spektar korisnih svojstava za bioraznolikost, ali i za ljudsku prehranu. Filogenetski odnosi unutar porodice Rosaceae su složeni i nisu u potpunosti razjašnjeni, jer homoplazija morfoloških svojstava, učestala hibridizacija i apomiksija kompliciraju njihovu klasifikaciju i filogeniju (Zhang i dr. 2017). Unutar porodice, neki rodovi lakše ulaze u međuvrstu hibridizaciju od drugih, poput *Malus* Mill. (Larsen i dr. 2006), *Sorbus* L. (Németh i dr. 2020) i *Pyrus* (Bell i Hough 1986). Međutim, hibridizacija u porodici Rosaceae nije ograničena samo na vrste unutar istog roda, već su mogući i križanci između vrsta iz različitih rodova (Postman 2011). Intergenusa hibridizacija u porodici Rosaceae često rezultira visoko plodnim jedinkama koje se redovito javljaju u prirodi (Campbell i dr. 2007).

Među rodovima s najvećim brojem intergenusa hibrida su *Pyrus* i *Crataegus*. Uspješna hibridizacija zabilježena je i između vrsta rodova *Pyrus* i *Sorbus* (Postman 2011), *Cydonia* L. (Shimura i sur. 1983) i *Malus* (Pasqualetto i sur. 2022), što je rezultiralo novim hibridnim rodovima poput \times *Sorbopyrus* C.K.Schneid. i \times *Pyronia* Veitch ex. Trab. Osim toga, najpoznatiji intergenusa hibrid roda *Crataegus* je \times *Crataemespilus* Camus, hibrid između rodova *Crataegus* i *Mespilus* L. (Phipps 2016). Ove hibridne svojte obično pokazuju nove, intermedijarne oblike vegetativnih i generativnih svojstava roditeljskih vrsta (Pasqualetto i dr. 2022). Međutim, većina ovih hibrida dobivena je umjetno u pokušajima dobivanja jedinki sa superiornim morfološkim ili fiziološkim karakteristikama, jer je hibridizacija prepoznata kao najvažniji izvor genske varijacije u oplemenjivanju (Van Tuyl i de Jeu 1997). Kada je uspješna, intergenusa hibridizacija omogućuje uvođenje kromosomskih genomskih regija jednog taksona u drugi takson kroz naknadno povratno križanje, omogućujući uvođenje povoljnih osobina za poboljšanje okusa i teksture plodova ili otpornosti biljaka na bolesti (Fischer i dr. 2014).

Osim već spomenutih intergenusa hibrida, u literaturi se sporadično spominje hibrid između rodova *Pyrus* i *Crataegus*, nazvan \times *Pyrocrataegus* Rehder (Rehder 1949; McNeill i

dr. 2016). Ovaj hibrid opisan je kao rezultat hibridizacije između vrsta *Crataegus oxyacantha* i *Pyrus communis* L., kao i između *C. monogyna* Jacq. i *P. pollveria* Lej (Rehder 1949). Važno je napomenuti da autor *C. oxyacantha* nije naveden, te stoga točna vrsta nije jasna, jer prema sadašnjoj taksonomiji može biti sinonim za bilo koji od sljedećih prihvaćenih taksona, ovisno o autoru: *C. ×polyacantha* Jan, *C. laevigata* (Poir.) DC. ili *C. marshallii* Ettl. Nadalje, prema Svjetskoj bazi podataka o flori (WFO 2024), taksonomska klasifikacija *P. pollveria* također nije jasna. Nažalost, nisu provedena daljnja istraživanja o ovom hibridu, niti je detaljnije opisan u dostupnoj literaturi. Stoga, intergenus hibrid između rodova *Pyrus* i *Crataegus* ostaje botanička zanimljivost i tek treba biti potvrđen modernim taksonomskim metodama.

Tijekom terenskog istraživanja 2021. godine, provedenog duž istočne obale Jadrana, zabilježeni su primjerci *Pyrus spinosa* s neobičnim, glogu sličnim listovima na brojnim granama. Upravo je to bio jedan od glavnih razloga zašto je ovo istraživanje i provedeno.

1.4. Morfologija i biologija istraživanih vrsta

Pyrus spinosa ili krušvina je listopadni grm ili manje stablo koje doseže visinu do 10 m (Krüssmann 1960). Ovu vrstu karakterizira vrlo gusta krošnja i nepravilan, kuglasti habitus. Ispod površine ima dobro razgranat korijen koji doseže velike dubine. Kora je pločasto raspucala, debela oko 1 cm i sivkaste je boje. Izbojci su smeđe-sive boje s bijelim lenticelama, a često završavaju trnovima koji su debeli i čvrsti (Herman 1971). Pupovi, koji su spiralno raspoređeni, su jajasti i ušiljeni, tamno smeđe boje i dlakavi. Postrani pupovi su otklonjeni od izbojka, dok je vršni pup najveći. Listovi su jednostavni (Slika 1), duguljasto jajasti do duguljasto eliptični, naizmjenični, cijelog ruba (Vidaković i dr. 2021). Dužina lista kreće se u rasponu od 3 do 7 cm, a širina od 1 do 2 cm. Peteljke ili nema ili je dugačka između 1 i 2 cm. Mladi listovi su sivkasto pustenasti, kasnije potpuno ili djelomično goli. Listovi su polukožasti s perasto mrežastom nervaturom (Idžojtić 2009).



Slika 1. Listovi – *Pyrus spinosa*.
<https://botany.cz/cs/pyrus-spinosa/>



Slika 2. Plodovi – *Pyrus spinosa*.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s10722-024-02059-3>

Cvjetovi ove vrste su dvospolni i radijalno simetrični, a ženski se dijelovi razvijaju prije muških, odnosno prvo se razvije tučak, a zatim prašnjaci. Miris cvjetova može biti

neugodan, ali unatoč tome oprašuju ga kukci. Promjer cvijeta je 2 do 2,5 cm, a sastoji se od pet zvonolikih lapova prekrivenih bijelim dlačicama te od pet okruglastih latica bijele boje, dužine do 1 cm. Prašnika je između 15 i 30, s bijelim filamentima i grimizno-crvenim prašnicima. Cvijet sadrži jedan tučak, a plodnica je podrasla, sraslog tipa. Cvjetanje se odvija za vrijeme listanja, tijekom travnja (Idžojić 2013). Plodovi su žuto-smeđe boje, kuglastog ili spljošteno kuglastog oblika, veličine 1,5 do 3 cm (Slika 2). Mesnati dio ovih zoohornih plodova je tvrd i trpak. Stapka je jednake dužine, a ponekad i duža od ploda. U unutrašnjosti ploda se nalaze smeđe ili crne sjemenke, dužine 5-7mm i širine 5-6 mm (Vidaković i dr. 2024a). Plodovi dozrijevaju u periodu od listopada do prosinca iste godine.

Crataegus monogyna ili jednoplodnički glog je trnoviti listopadni grm ili manje stablo do 10 m visine i do 30 cm promjera debla (Nabavi i dr. 2015). Ova vrsta ima gusto razgranatu krošnju kuglastog do vrčastog oblika, a izbojci imaju do 1 cm dugačke trnove (Krüssmann 1960; Herman 1971). U mladosti kora bude glatka i sivo-smeđe boje, a kasnije postane ljuskasto ispucala. Listovi u ove vrste su naizmjenično raspoređeni i uglavnom goli, osim kod žila s donje strane gdje se nalaze dlačice. Listovi su jednostavni, jajastog ili obrnuto jajastog oblika sa suženom ili klinastom bazom (Slika 3). Uobičajeno je da imaju pet režnjeva sa oštrim ili tupim krajem, a rub je cijeli ili blago nazubljen prema vrhovima. Prostori između režnjeva dosežu polovicu duljine poluplojke prema središnjoj žili (Idžojić 2009).

Cvjetovi u jednoplodničkog gloga su dvospolni, radijalno simetrični i entomofilni. Promjer cvijeta je 8 do 15 mm, a sam cvijet je neugodnog mirisa. Cvjetna čaška se sastoji od pet zelenih lapova koji su usmjereni prema dolje. Latice su bijele boje, zaobljene na vrhu, veličine 4-6 mm, a ima ih koliko i listova čaške. Cvjetovi su skupljeni u štitaste cvatove, polukuglastog oblika s uspravno posloženim cvjetovima, kojih je 5 do 15. Cvjetovi sadrže 20 prašnika s bijelim prašničkim nitima i ljubičastim prašnicima. Cvjetanje se odvija od sredine travnja do sredine svibnja, nakon listanja. U rujnu na biljci prevlada crvena boja zbog velikog broja malih jezgričastih plodova. Plodovi su crvene boje, kuglastog ili elipsoidnog oblika (Slika 4). Sjajni su i bez dlačica te im dužina i promjer variraju od 7-10 mm. Sjemenke su jajaste, a svaki plod sadrži po jednu sjemenku. Plodovi sazrijevaju od rujna do listopada i rasprostiru se životinjama, najčešće pticama (Idžojić 2013; Fichtner i Wissemann 2021).



Slika 3. Listovi – *Crataegus monogyna*.
https://www.freepik.com/premium-photo/detail-leaves-hawthorn-crataegus-monogyna_45123694.htm



Slika 4. Plodovi – *Crataegus monogyna*.
<https://www.gardenia.net/plant/crataegus-monogyna>

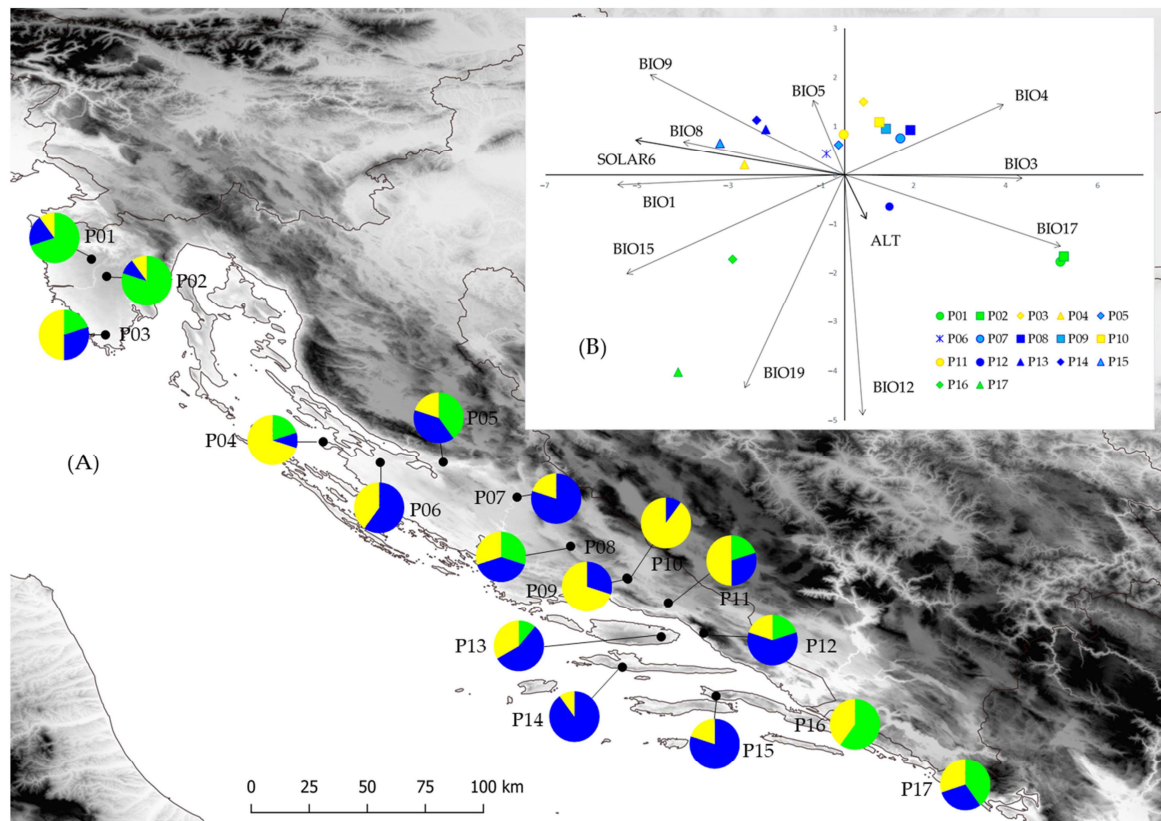
1.5. Prirodna rasprostranjenost i ekološke značajke istraživanih vrsta

Krušvina je autohtona u obalnom području južne i jugoistočne Europe te u Maloj Aziji (Bell i Itai 2011). Na navedenom području je široko rasprostranjena, ali joj je areal često isprekidan, a gustoća populacija niska. Ekološki gledano, krušvina je kserofitna vrsta, dobro prilagođena različitim klimatskim i edafskim uvjetima, uključujući i ekstremno suha, topla i degradirana staništa. Raste na pjeskovitim, ilovastim, kamenitim i vapnenačkim tlima, a dobro podnosi i posolicu. Raste od razine mora do 1000 m n.v., gdje je prilagođena i snježnim uvjetima. Ova vrsta obično raste u garizima, mediteranskim grmolikim asocijacijama, u rascjepkanim populacijama male gustoće (Matsumoto i dr. 2006; Vidaković i dr. 2021). U Hrvatskoj ju nalazimo u submediteranskoj i eumediteranskoj vegetacijskoj zoni, na području Istre, Hrvatskog primorja i Dalmacije. Odlikuje je i velika izdanačka moć iz panjeva, ali i otpornost na požare (Vidaković i dr. 2021).

Jednoplodnički glog možemo pronaći gotovo u cijeloj Europi (Herman 1971), osim na krajnjem sjeveru. Na istok je raširen do rijeke Volge i Kaspijskog jezera, dok u Siriji i Iraku pridolazi tek sporadično. Raširen je i na obalnom području Bliskog istoka, na Cipru, grčkim otocima, Korzici, Sardiniji i Siciliji te preko Pirinejskog poluotoka do gorja Atlas na sjeveru Afrike. Smatra se najraširenijom vrstom iz ovog roda u Starom svijetu (Fichtner i Wissemann 2021). Pridolazi na različitim otvorenim staništima, kao što su živice, šikare i rubovi šuma. Umjereno je tolerantan na ispašu, ali vrlo dobro podnosi gaženje domaćih životinja. S druge strane, na rezanje i požare pokazuje vrlo nisku otpornost. Preferira neutralna do slabo kisela te slabo bazična tla, umjereno opskrbljena nutrijentima i vodom. U Hrvatskoj je prisutan u kontinentalnim i submediteranskim područjima. Iz cijelog roda, jednoplodnički glog se smatra najotpornijim na sušu (Fichtner i Wissemann 2021).

1.6. Dosadašnja istraživanja morfološke varijabilnosti istraživanih vrsta

Morfološka varijabilnost krušvine istražena je na području istočne obale Jadrana (Vidaković i dr. 2021). Ispitivanje morfološke raznolikosti provedeno je na uzorcima listova iz 17 prirodnih populacija, a mjereno je deset morfoloških svojstava listova. Provedene su različite univarijatne i multivarijatne statističke analize kako bi se procijenila unutarpopulacijska i međupopulacijska raznolikost. Osim toga, Mantelovi testovi korišteni su za ispitivanje korelacija između geografskih, okolišnih i morfoloških razlika među populacijama. Istraživanjem je utvrđena je visoka morfološka varijabilnost kako među, tako i unutar populacija. Značajke povezane s veličinom listova pokazale su se kao najvarijabilnije, za razliku od ujednačenijih značajki koje opisuju oblik listova. Nadalje, multivarijatnim statističkim analizama populacije su bile podijeljene u tri skupine (Slika 5). Prva skupina uključivala je stabla iz sjevernih i najjužnijih populacija, karakterizirana visokom godišnjom količinom oborina. Međutim, stabla iz druge i treće skupine značajno su se preklapala bez jasnog geografskog uzorka variranja. Također je otkriveno da su okolišni i geografski čimbenici odgovorni za obrasce morfološke varijabilnosti između populacija krušvine, što ukazuje na značajnu izolaciju uslijed okolišne udaljenosti (IBE) i izolaciju uslijed geografske udaljenosti (IBD).



Slika 5. Rezultati multivarijatnih statističkih metoda i lokacije 17 uzorkovanih populacija krušvine (*Pyrus spinosa*) iz istraživanja koje provode Vidaković i dr. (2021). (A) Geografska distribucija triju skupina populacija (udio jedinki svake populacije u svakom od definiranih klastera označen je bojama: klaster A–zeleno, klaster B–žuto, klaster C–plavo); i (B) Analiza glavnih sastavnica 12 okolišnih varijabla za 17 lokacija uzorkovanja. Kratice populacija: P01–Škropeti; P02–Žminj; P03–Pula; P04–Vir; P05–Obrovac; P06–Nin; P07–Krka; P08–Drniš; P09–Sinj; P10–Muć; P11–Blato na Cetini; P12–Biokovo; P13–Brač; P14–Hvar; P15–Pelješac; P16–Slano; P17–Konavle.

U istraživanju koje provode Vidaković i dr. (2024a) analiziran je kemijski sastav i morfometrijske značajke plodova prirodnih populacija krušvine duž istočne obale Jadrana. Uzorci plodova za navedeno istraživanje sakupljeni su s 84 jedinke iz 10 populacija, a ispitano je ukupno 15 morfoloških i šest kemijskih svojstava plodova. Rezultati su pokazali visoku međupopulacijsku varijabilnost, sa statistički značajnim razlikama u devet morfometrijskih svojstava te sadržaju vode, pepela, glukoze i fruktoze. Populacije na višim geografskim širinama s nižim stopama insolacije imale su kraće stapke, tanje sjemenke i niži sadržaj glukoze, dok su populacije na nižim širinama s višim stopama insolacije imale duže stapke, veće sjemenke i viši sadržaj glukoze.

Morfološka raznolikost jednoplodničkog gloga istraživana je na području Irana (Khadivi-Khub i dr. 2015; Khadivi i dr. 2019). Prema Khadivi i dr. (2019), duljina listova jednoplodničkog gloga varira u rasponu od 19,8 do 53,1 mm. Težina deset plodova kretala se je u rasponu od 3,1 do 12,8 g, dok je u svih uzoraka broj sjemenki u plodovima očekivano bio jedan. Masa ploda bila je u pozitivnoj korelaciji s dimenzijama listova i plodova, dok je bila negativno korelirana s gustoćom plodova. Analiza glavnih sastavnica (PCA) pokazala je da su značajke ploda najviše doprinijele raznolikosti populacija, a slijede ih značajke listova. S obzirom na poželjne karakteristike plodova, 13 populacija jednoplodničkog gloga pokazalo se podobnima za oplemenjivačke programe ili za izravni uzgoj.

Istraživanje koje su proveli Khadivi-Khub i dr. (2015) uključivalo je 70 populacija jednoplodničkog gloga u Iranu te 49 morfoloških karakteristika. Analiza varijance pokazala je veliku varijabilnost unutar populacija, a pronađene su i značajne razlike između njih za većinu mjerenih svojstava. Rezultati korelacijske analize pokazali su značajne pozitivne i negativne korelacije između određenih morfoloških svojstava. Duljina lista bila je značajno pozitivno korelirana sa širinom lista, a masa ploda bila je pozitivno korelirana s duljinom i širinom ploda. Multivarijatnim statističkim metodama, analizom glavnih sastavnica (PCA) i klusterskom analizom, utvrđeno je da se istraživane populacije jednoplodničkog gloga na području Irana mogu grupirati u tri velike skupine.

2. CILJ RADA

Cilj ovog rada bio je ispitati varijabilnost populacija krušvine (*Pyrus spinosa*) i jednoplodničkog gloaga (*Crataegus monogyna*) na području Istre i sjeverne Dalmacije. Istraživanje je provedeno na temelju 10 morfoloških svojstava listova, prikupljenih iz sedam prirodnih populacija. S obzirom na to da ove dvije vrste često rastu zajedno duž istočne obale Jadrana te imaju reproduktivnu kompatibilnost opisanu u literaturi (Rehder 1949; McNeill i sur. 2016), cilj ove studije bio je istražiti i mogućnost postojanja davno opisanog, ali neprovjerenog hibrida između rodova *Crataegus* i *Pyrus*, nazvanog \times *Pyrocrataegus*.

Na temelju postavljenog cilja provedene su sljedeće aktivnosti:

1. prikupljena je literatura o relevantnim istraživanjima;
2. prikupljeni su podaci o istraživanim vrstama i području istraživanja;
3. napravljen je plan uzorkovanja;
4. sakupljeni su uzorci biljnoga materijal za morfometrijska istraživanja;
5. izvršene su analize uzoraka u laboratoriju;
6. statistički su obrađeni i analizirani dobiveni rezultati te su interpretirani u skladu s ciljevima istraživanja;
7. izvedeni su zaključci na temelju dobivenih rezultata.

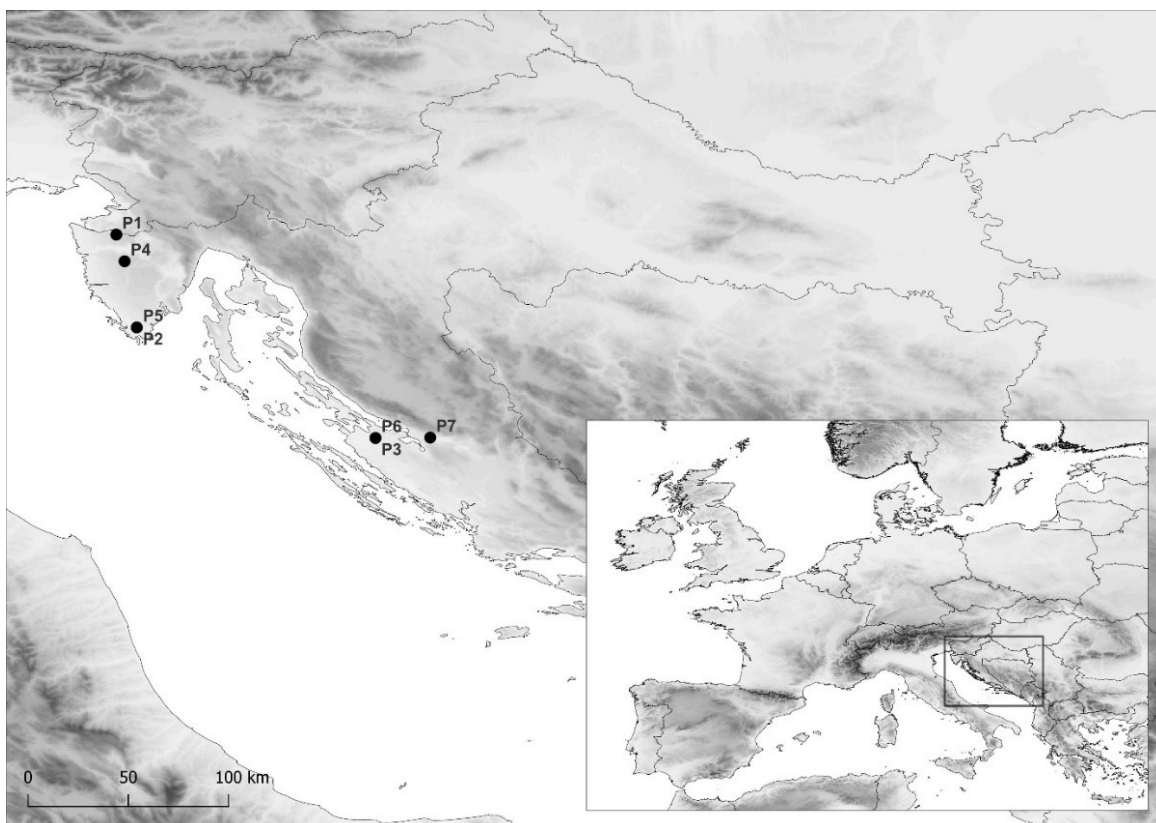
3. MATERIJAL I METODE

3.1. Biljni materijal

U istraživanje je uključeno sedam populacija iz Istre i sjeverne Dalmacije: tri populacije jednoploidnog gloga (P1–P3) i četiri populacije krušvine (P4–P7) (Tablica 1, Slika 6). Terenski rad obuhvaćao je sakupljanje uzoraka listova za morfometrijsku analizu. Na svakom lokalitetu sakupljeno je po 20 potpuno razvijenih i neoštećenih listova s po 10 grmova/stabala. Materijal za istraživanje sakupljen je tijekom vegetacijskog razdoblja 2022. godine, krajem lipnja i početkom srpnja. Na terenu je materijal pohranjen u plastične zip-lock vrećice te spremljen u prijenosni hladnjak. Po povratku s terena, listovi su herbarizirani između listova novinskog papira u Molekularno-biološkom laboratoriju Fakulteta šumarstva i drvne tehnologije Sveučilišta u Zagrebu. Tako obrađeni biljni materijal pohranjen je u Herbariju DEND do daljnje manipulacije.

Tablica 1. Populacije, mjesta uzorkovanja, vrste, geografske koordinate i multivarijantni indeks raznolikosti (MDI) za sedam istraživanih populacija. *Razina značajnosti razlika u prosječnim MDI vrijednostima između grupa prema Kruskal-Wallisovom testu.

Oznaka	Populacija	Vrsta	Zemljopisna širina	Zemljopisna dužina	Multivarijantni indeks raznolikosti (MDI)*
P1	Buje	<i>Crataegus monogyna</i>	45,4328	13,7775	2,474
P2	Pula	<i>Crataegus monogyna</i>	44,8756	13,9005	1,639
P3	Nin	<i>Crataegus monogyna</i>	44,2120	15,3341	1,816
P4	Škropeti	<i>Pyrus spinosa</i>	45,2732	13,8272	2,529
P5	Pula	<i>Pyrus spinosa</i>	44,8756	13,9005	1,727
P6	Nin	<i>Pyrus spinosa</i>	44,2120	15,3341	2,712
P7	Obrovac	<i>Pyrus spinosa</i>	44,2143	15,6628	2,440
		<i>Crataegus monogyna</i>			2,326
		<i>Pyrus spinosa</i>			2,632
		<i>P</i> (KW)*			0,002



Slika 6. Geografske lokacije istraživanih populacija jedноплодничког gloga (P1–P3) i krušvine (P4–P7). Populacije: P1–Buje, P2–Pula, P3–Nin, P4–Škropeti, P5–Pula, P6–Nin, P7–Obrovac.

3.2. Morfometrijska analiza listova

Nakon što su listovi herbarizirani, skenirani su sa skenerom MICROTEK ScanMaker 4800, pomoću računalnog programa WinFOLIA (WinFolia TM 2001), dizajniranog posebno za vršenje preciznih morfoloških mjerenja listova. Podaci koji su nastali u programu WinFOLIA pohranjeni su u standardnim ASCII tekstualnim datotekama, koje se lako otvaraju programima za statistiku ili proračunskim tablicama kao što je Microsoft Office Excel.

Na svakom listu mjerene su sljedeće morfološke značajke: površina plojke (LA); koeficijent oblika (FC); dužina plojke (LL); maksimalna širina plojke (MLW); dužina plojke, mjerena od osnove plojke do mjesta najveće širine plojke (PMLW); širina plojke na 50 % dužine plojke (LW1); širina plojke na 90 % dužine plojke (LW2); kut koji zatvara glavna lisna žila s pravcem koji je definiran osnovom plojke i točkom na rubu lista, koja se nalazi na 10 % dužine plojke (LA1); kut koji zatvara glavna lisna žila s pravcem koji je definiran osnovom plojke i točkom na rubu lista, koja se nalazi na 25 % dužine plojke (LA2); i dužina peteljke (PL).

3.3. Statistička obrada podataka

Slijedeći postupak opisan u Sokal i Rohlf (2012), izračunati su deskriptivni statistički parametri za sve istraživane značajke lista, uključujući aritmetičku sredinu (M), standardnu devijaciju (SD) i koeficijent varijabilnosti (CV). Ovi parametri izračunati su na razini pojedinačnih populacija i ukupno, te su dali uvid u morfološke karakteristike i raspon varijacija za svaku populaciju i značajku.

Kako bi se utvrdila strukturiranost populacija i otkrile interakcije između istraživanih jedinki i morfometrijskih svojstava provedena je analiza glavnih sastavnica (PCA). Nakon proveden analize konstruiran je biplot pomoću prve dvije glavne sastavnice, na kojem su vektorima prikazane značajke, a kvadratićima jedinke. Analiza glavnih sastavnica provedena je korištenjem “MorphoTools” R skripti u R v.3.2.2 (R Core Team, 2016).

Nakon toga, izračunata je matrica Euklidskih udaljenosti između svih parova jedinki na temelju rezultata prve dvije glavne sastavnice (PC) uzimajući u obzir sve istraživane značajke lista. Prosječne Euklidske udaljenosti izračunate su za svaku populaciju i vrstu te su korištene kao multivarijatni indeks raznolikosti (MDI) populacije (ili vrste) (Poljak i dr. 2024). Kako bi se testirale razlike između multivarijatnih indeksa raznolikosti između istraživanih vrsta proveden je Kruskal-Wallisov test korištenjem softverskog paketa STATISTICA verzija 13 (STATISTICA verzija 13, 2018).

Osim toga, matrica Euklidskih udaljenosti također je korištena u analizi molekularne varijance (AMOVA; Excoffier i dr. 1992) za raspodjelu ukupne morfološke varijance između vrsta, među populacijama unutar vrsta i unutar populacija (dvosmjerna AMOVA) te za raspodjelu ukupne morfološke varijance među i unutar populacija svake vrste (jednosmjerna AMOVA). Razine značajnosti komponenti varijance određene su nakon 10.000 permutacija. Izračuni su provedeni u Arlequin ver. 3.5.2.2 (Excoffier i Lischer 2010).

4. REZULTATI

4.1. Deskriptivna statistika

Rezultati deskriptivne statistike za jednoplodnički glog prikazani su u Tablici 2, pojedinačno po populacijama i ukupno za sve istraživane jedinke. Na isti načini su prikazani i rezultati za krušvinu u Tablici 3.

U prosjeku, listovi jednoplodničkog gloga bili su dugi 1,88 cm, široki 1,77 cm, s peteljka dugim 1,10 cm (Tablica 2). Morfometrijska značajka koja se odnosila na oblik lista, tj. koeficijent oblika (FC), imala je prosječnu vrijednost od 0,50. Najvarijabilnija značajka bila je površina lista (LA), s koeficijentom varijabilnosti (CV) od 35,87 %, a slijedi duljina peteljke (PL) s CV vrijednošću od 25,36 %. S druge strane, najmanje varijabilne značajke bile su lisni kutovi LA10 i LA25 koji opisuju oblik osnove lisne plojke, s koeficijentima varijabilnosti od 11,33 % i 9,58 %.

Na razini pojedinačnih populacija, populacija P1 (Buje) karakterizirana je u prosjeku najvećim listovima, sa sedam od 10 maksimalnih vrijednosti (LA, P, LL, MLW, PMLW, LW90, PL) (Tablica 2). Nasuprot tome, najveći broj minimalnih vrijednosti pronađen je u P2 (Pula) (LA, P, LL, MLW, LW90, LA25, PL), što ovu populaciju karakterizira kao onu s najmanjim listovima. Daleko najvarijabilnija populacija bila je P1 (Buje), s najvišim CV vrijednostima za sve mjerene osobine listova osim duljine peteljke (PL), u rasponu od 10,09 % (LA25) do 34,12 % (LA). S druge strane, značajke listova bile su najmanje varijabilne u P3 (Nin), sa šest minimalnih CV vrijednosti (P, FC, MLW, LW90, LA25, PL).

Prosječni list krušvine bio je dug 3,44 cm, širok 1,39 cm i imao je peteljku dugu 1,12 cm (Tablica 3). Koeficijent oblika imao je prosječnu vrijednost od 0,63. Koeficijenti varijabilnosti (CV) između istraživanih značajki listova kretali su se od 15,57 % (LA25) do 38,32 % (LA). Druga najvarijabilnija značajka, kao i u jednoplodničkog gloga, bila je duljina peteljke, s CV vrijednošću od 27,17 %. Promatrajući pojedinačne populacije, P4 (Škropeti) imala je najviše vrijednosti za sve mjerene značajke listova osim za LA10. Nasuprot tome, populacija P6 (Nin) imala je osam od 10 najnižih prosječnih vrijednosti morfometrijskih svojstava listova (LA, P, FC, LL, MLW, PMLW, LW90, PL). Osim toga, P6 (Nin) imala je i najvarijabilnije listove, sa sedam maksimalnih CV vrijednosti (LA, P, LL, PMLW, LA10, LA25, PL). S druge strane, populacija P5 (Pula) bila je najmanje varijabilna, sa sedam minimalnih CV vrijednosti (LA, P, LL, MLW, PMLW, LA10, LA25).

Tablica 2. Rezultati deskriptivne statističke analize za tri populacije jednoplodničkog gloga. Morfološke značajke: površina plojke (LA); koeficijent oblika (FC); dužina plojke (LL); maksimalna širina plojke (MLW); dužina plojke, mjerena od osnove plojke do mjesta najveće širine plojke (PMLW); širina plojke na 50 % dužine plojke (LW1); širina plojke na 90 % dužine plojke (LW2); kut koji zatvara glavna lisna žila s pravcem koji je definiran osnovom plojke i točkom na rubu lista, koja se nalazi na 10 % dužine plojke (LA1); kut koji zatvara glavna lisna žila s pravcem koji je definiran osnovom plojke i točkom na rubu lista, koja se nalazi na 25 % dužine plojke (LA2); i dužina peteljke (PL). Deskriptivni statistički pokazatelji: aritmetička sredina (M), standardna devijacija (SD) i koeficijent varijabilnosti (CV). Populacije: P1–Buje, P2–Pula, P3–Nin.

Pop. ID	Deskriptivni parametar	Analizirane morfološke značajke									
		LA (cm ²)	P (cm)	FC	LL (cm)	MLW (cm)	PMLW (cm)	LW90 (cm)	LA10 (°)	LA25 (°)	PL (cm)
P1	M	2,63	8,59	0,46	2,14	2,05	1,04	0,66	54,81	52,53	1,21
	SD	0,90	1,69	0,10	0,41	0,37	0,32	0,17	7,45	5,30	0,29
	CV (%)	34,12	19,64	22,40	19,10	17,87	30,58	25,47	13,60	10,09	23,94
P2	M	1,59	6,07	0,57	1,70	1,49	0,95	0,48	61,07	49,78	0,92
	SD	0,31	1,09	0,10	0,21	0,22	0,16	0,10	4,85	4,61	0,22
	CV (%)	19,52	17,96	17,68	12,31	14,67	16,68	19,89	7,95	9,25	24,30
P3	M	1,88	7,21	0,47	1,79	1,76	0,85	0,55	60,79	53,34	1,18
	SD	0,42	1,22	0,08	0,24	0,20	0,19	0,10	6,04	4,74	0,24
	CV (%)	22,28	16,92	17,54	13,40	11,32	21,95	18,93	9,94	8,89	20,73
Ukupno	M	2,03	7,29	0,50	1,88	1,77	0,95	0,57	58,89	51,88	1,10
	SD	0,73	1,68	0,11	0,35	0,35	0,24	0,14	6,67	4,97	0,28
	CV (%)	35,87	23,02	21,23	18,54	19,75	24,94	25,55	11,33	9,58	25,36

Tablica 3. Rezultati deskriptivne statističke analize za četiri populacije krušvine. Morfološke značajke: površina plojke (LA); koeficijent oblika (FC); dužina plojke (LL); maksimalna širina plojke (MLW); dužina plojke, mjerena od osnove plojke do mjesta najveće širine plojke (PMLW); širina plojke na 50 % dužine plojke (LW1); širina plojke na 90 % dužine plojke (LW2); kut koji zatvara glavna lisna žila s pravcem koji je definiran osnovom plojke i točkom na rubu lista, koja se nalazi na 10 % dužine plojke (LA1); kut koji zatvara glavna lisna žila s pravcem koji je definiran osnovom plojke i točkom na rubu lista, koja se nalazi na 25 % dužine plojke (LA2); i dužina peteljke (PL). Deskriptivni statistički pokazatelji: aritmetička sredina (M), standardna devijacija (SD) i koeficijent varijabilnosti (CV). Populacije: P4–Škropeti, P5–Pula, P6–Nin, P7–Obrovac.

Pop. ID	Deskriptivni parametar	Analizirane morfološke značajke									
		LA (cm ²)	P (cm)	FC	LL (cm)	MLW (cm)	PMLW (cm)	LW90 (cm)	LA10 (°)	LA25 (°)	PL (cm)
P4	M	4,58	9,15	0,68	3,77	1,66	1,93	0,86	39,79	33,02	1,35
	SD	1,46	1,58	0,07	0,72	0,26	0,41	0,13	7,29	5,50	0,23
	CV (%)	31,79	17,28	10,11	19,04	15,87	21,34	15,21	18,33	16,67	17,17
P5	M	3,57	8,72	0,59	3,62	1,37	1,90	0,72	35,09	28,03	1,18
	SD	0,84	1,14	0,06	0,50	0,19	0,22	0,16	3,61	2,78	0,31
	CV (%)	23,64	13,06	9,85	13,73	13,59	11,74	22,07	10,30	9,93	26,38
P6	M	2,70	7,50	0,59	3,14	1,16	1,57	0,58	36,11	29,03	0,92
	SD	1,23	1,92	0,06	0,85	0,23	0,53	0,11	7,33	4,91	0,30
	CV (%)	45,72	25,60	9,52	26,99	19,97	33,51	19,08	20,30	16,91	32,95
P7	M	3,29	7,83	0,65	3,23	1,38	1,61	0,72	39,86	32,25	1,05
	SD	1,24	1,64	0,08	0,70	0,31	0,38	0,16	4,86	4,06	0,21
	CV (%)	37,50	20,92	11,78	21,74	22,52	23,70	23,01	12,20	12,60	20,50
Ukupno	M	3,53	8,30	0,63	3,44	1,39	1,75	0,72	37,71	30,58	1,12
	SD	1,35	1,67	0,07	0,73	0,30	0,42	0,17	6,15	4,76	0,31
	CV (%)	38,32	20,14	11,91	21,10	21,64	23,90	23,57	16,32	15,57	27,17

4.2. Multivarijantni indeks raznolikosti (MDI) i analiza molekularne varijance (AMOVA)

Vrijednosti multivarijantnog indeksa raznolikosti (MDI), temeljene na morfološkim svojstvima listova, kretale su se u rasponu od 1,639 do 2,474 u jedноплодничког gloga, te od 1,727 do 2,712 u krušvine (Tablica 1). Na razini pojedinačnih vrsta, krušvina je imala značajno veći MDI (2,632) u usporedbi s jedноплодничким glogom (2,326), što je pokazao Kruskal-Wallisov test.

Rezultati dvosmjerne analize molekularne varijance (AMOVA) pokazali su statistički značajne razlike između dviju istraživanih vrsta, među populacijama unutar vrsta i unutar populacija (Tablica 4). Analiza je također otkrila da su varijabilnosti unutar populacija i između vrsta gotovo jednako pridonijele ukupnoj varijabilnosti, s 46,21 % i 44,89 %. Jednosmjerana AMOVA provedena na pojedinačnim vrstama pokazala je značajne razlike među populacijama unutar obje vrste. Osim toga, varijabilnost unutar populacija činila je većinu ukupne varijabilnosti u obje vrste.

Tablica 4. Rezultati dvosmjerne (između vrsta) i jednosmjerne (unutar vrsta) analize molekularne varijance (AMOVA). *** značajno na $p < 0,001$; ** značajno na $0,001 < p < 0,01$.

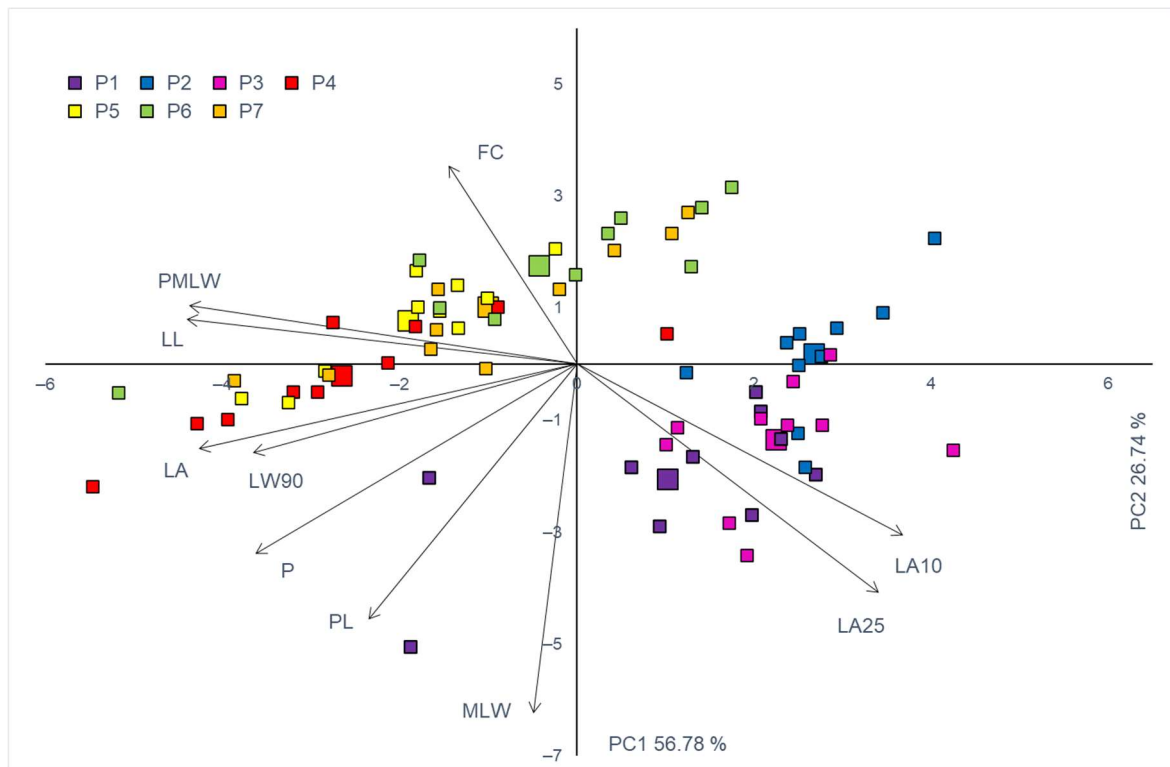
Analiza	Izvor varijabilnosti	df	% varijabilnosti	f_{ST}	p
Između <i>Crataegus monogyna</i> i <i>Pyrus spinosa</i>	Između vrsta	1	44,89	0,449	***
	Između populacija unutar vrsta	5	8,90	0,162	***
	Unutar populacija	63	46,21	0,538	***
Unutar <i>Crataegus monogyna</i>	Između populacija	2	20,39	0,204	***
	Unutar populacija	27	79,61		
Unutar <i>Pyrus spinosa</i>	Između populacija	3	13,41	0,134	**
	Unutar populacija	36	86,59		

4.3. Analiza glavnih sastavnica (PCA)

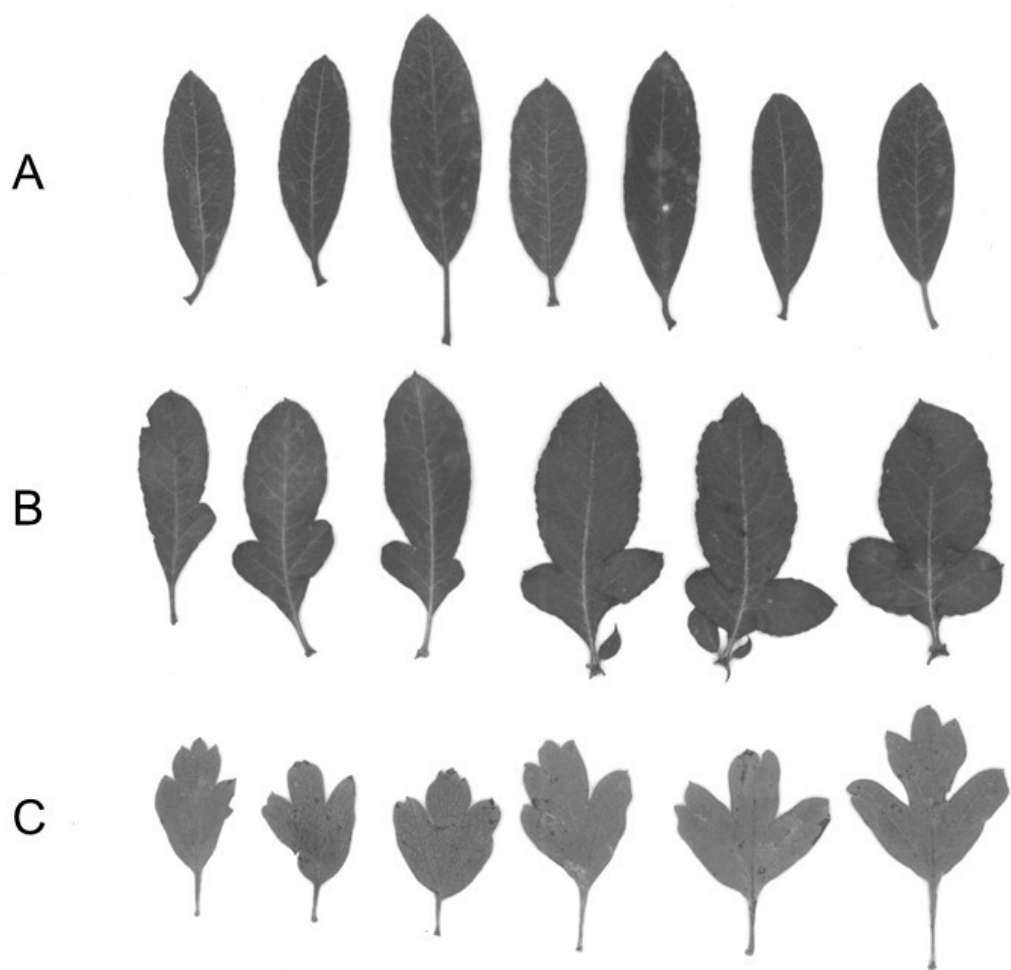
Analiza glavnih sastavnica (PCA) provedena je na temelju 10 morfoloških značajki listova. Prve dvije glavne sastavnice objasnile su 83,52 % ukupne varijabilnosti, dok su dodatnih 9,95 % i 3,36 % objasnile treća i četvrta glavna sastavnica. Pet značajki bilo je u visokoj negativnoj korelaciji s prvom glavnom sastavnicom (LA, P, LL, PMLW, LW90), dok su dvije značajke bile u visokoj pozitivnoj korelaciji s istom sastavnicom (LA10, LA25). Druga glavna sastavnica bila je u visokoj negativnoj korelaciji s MLW, dok je treća glavna sastavnica bila visoko pozitivno korelirana s FC (Tablica 5). Biplot konstruiran pomoću prve dvije glavne sastavnice prikazan je na Slici 7. Jasna separacija dviju vrsta može se uočiti duž prve osi, gdje su baricentri *P. spinosa* odvojeni na lijevoj strani, a oni *C. monogyna* na desnoj strani prve osi. *Crataegus monogyna* karakterizirana je općenito širim kutovima baze lista (LA10, LA25), dok je *P. spinosa* karakterizirana dužim i širim listovima. Međutim, nekoliko jedinki obje vrste završilo je na suprotnoj strani osi. Na primjer, dvije jedinke u P1 bile su odvojene na lijevoj strani prve osi, a karakterizirale su ih duge peteljke i visoka vrijednost opsega lista, dok je nekoliko jedinki u P4, P6 i P7 bilo odvojeno na desnoj strani prve osi. Ove rijetke jedinke iz populacija *P. spinosa*, s neobičnim listovima nalik glogu, ukazuju na moguću hibridizaciju između ova dva roda (Slika 8).

Tablica 5. Pearsonovi koeficijenti korelacije između morfometrijskih značajki i prve četiri glavne sastavnice. Morfološke značajke: površina plojke (LA); koeficijent oblika (FC); dužina plojke (LL); maksimalna širina plojke (MLW); dužina plojke, mjerena od osnove plojke do mjesta najveće širine plojke (PMLW); širina plojke na 50 % dužine plojke (LW1); širina plojke na 90 % dužine plojke (LW2); kut koji zatvara glavna lisna žila s pravcem koji je definiran osnovom plojke i točkom na rubu lista, koja se nalazi na 10 % dužine plojke (LA1); kut koji zatvara glavna lisna žila s pravcem koji je definiran osnovom plojke i točkom na rubu lista, koja se nalazi na 25 % dužine plojke (LA2); i dužina peteljke (PL).

Značajka	PC – glavna sastavnica			
	PC1	PC2	PC3	PC4
LA	-0,9433	-0,2295	0,1209	-0,0556
P	-0,8023	-0,5137	-0,2630	-0,0863
FC	-0,3207	0,5363	0,7648	0,0647
LL	-0,9728	0,1209	-0,1116	0,0283
MLW	-0,1090	-0,9468	0,1315	-0,2323
PMLW	-0,9673	0,1584	-0,0773	-0,0419
LW90	-0,8083	-0,2400	0,4336	-0,1344
LA10	0,8123	-0,4630	0,2536	0,0392
LA25	0,7515	-0,6198	0,1916	-0,0309
PL	-0,5192	-0,6914	0,0390	0,4944
Svojevredna vrijednost	5,68	2,67	0,99	0,34
Varijanca (%)	56,78	26,74	9,95	3,36
Kumulativna varijanca (%)	56,78	83,52	93,47	96,83



Slika 7. Biplot analize glavnih sastavnica (PCA) temeljen na deset morfometrijskih svojstava listova u istraživanim populacijama *Pyrus spinosa* i *Crataegus monogyna*. Svaki pojedinačni grm/stablo označen je malim znakom, dok su baricentri populacija predstavljeni većim znakovima. Morfološke značajke: površina plojke (LA); koeficijent oblika (FC); dužina plojke (LL); maksimalna širina plojke (MLW); dužina plojke, mjerena od osnove plojke do mjesta najveće širine plojke (PMLW); širina plojke na 50 % dužine plojke (LW1); širina plojke na 90 % dužine plojke (LW2); kut koji zatvara glavna lisna žila s pravcem koji je definiran osnovom plojke i točkom na rubu lista, koja se nalazi na 10 % dužine plojke (LA1); kut koji zatvara glavna lisna žila s pravcem koji je definiran osnovom plojke i točkom na rubu lista, koja se nalazi na 25 % dužine plojke (LA2); i dužina peteljke (PL). Populacije: P1–Buje, P2–Pula, P3–Nin, P4–Škropeti, P5–Pula, P6–Nin, P7–Obrovac. Populacije P1–P3 (jednoplodnički glog); populacije P4–P7 (krušvina).



Slika 8. Varijabilnost listova *Pyrus spinosa* (A), mogući hibrid između *P. spinosa* i *Crataegus monogyna* (B) te *C. monogyna* iz Nina na istočnom Jadranu.

5. RASPRAVA

Dimenzije listova *C. monogyna* dobivene u ovom istraživanju bile su nešto manje u usporedbi s duljinom i širinom od 3-5 cm navedenom kod Schucka (2008), te unutar raspona od 1-6 cm navedenog kod Fichtnera i Wissemanna (2021) i Khadivija i dr. (2019). Duljina peteljke od 1,10 cm uklapa se u raspon naveden od svih gore spomenutih autora (1-3 cm). S druge strane, dimenzije listova *P. spinosa* bile su u skladu s prethodnim opisima duljine od 2,5-7 cm i širine od 1-3 cm s peteljkom od 1-2 cm (Idžojić 2009; Zamani i dr. 2012; Vidaković i dr. 2021). U obje vrste, površina lista (LA) i duljina peteljke (PL) bile su najvarijabilnije značajke, s koeficijentima varijabilnosti iznad 30 % za LA i 25 % za PL. Takav obrazac varijabilnosti vrlo je čest među drvenastim vrstama (Khadivi-Khub i dr. 2015; Kumar i dr. 2018; Vidaković i sur. 2021; Poljak i dr. 2024). U *C. monogyna*, koeficijenti varijabilnosti za većinu mjerenih značajki bili su vrlo slični onima dobivenim u Khadivija i dr. (2019), ali značajno viši u usporedbi s Khadivi-Khub i dr. (2015). Međutim, njihove studije nisu uključivale površinu lista. Koeficijenti varijabilnosti za istraživane značajke listova *P. spinosa* kretali su se od 11,91 % do 38,32 %, što je niže u usporedbi s rasponom od 18,02 % do 45,62 % dobivenim u istraživanju koje provode Vidakovića i dr. (2021).

Prema analizi molekularne varijance (AMOVA), većina ukupne varijabilnosti u obje vrste može se pripisati varijabilnosti unutar populacija, dok je mnogo manji postotak povezan s varijabilnošću među populacijama. Takva raspodjela varijabilnosti je očekivana, jer je prethodno potvrđena u mnogih drugih vrsta koje oprašuju kukci i rasprostranjuju životinje (Poljak i dr. 2015, 2021, 2022; Vidaković i sur. 2021, 2022). Međutim, populacije *C. monogyna* bile su nešto bolje diferencirane od populacija *P. spinosa*, što je također potkrijepljeno slabom genetičkom diferencijacijom populacija *P. spinosa* u tom području (Vidaković i dr. 2024b). Nadalje, značajne razlike u morfološkoj varijabilnosti između dviju vrsta potvrđene su MDI vrijednostima, koje su pokazale veću morfološku varijabilnost *P. spinosa*. Takav rezultat podržava veća ukupna varijabilnost morfoloških svojstava listova u *P. spinosa* (Vidaković i dr. 2021) u usporedbi s *C. monogyna* (Khadivi-Khub i dr. 2015; Khadivi i dr. 2019). To bi moglo biti rezultat prilagodbe mikro-stanišnim uvjetima, ali i filogenetskih i evolucijskih procesa. Naime, *P. spinosa* pokazuje veću morfološku varijabilnost u usporedbi s filogenetski starijom vrstom *P. pyraster* (L.) Burgsd. (Korotkova i dr. 2018; Vidaković i dr. 2021, 2022), što može ukazivati na još uvijek prisutnu evolucijsku specijaciju i morfološku diferencijaciju, što rezultira raznovrsnijom morfologijom listova.

Kao što je spomenuto u uvodnom dijelu, tijekom terenskog istraživanja 2021. godine, provedenog duž istočne obale Jadrana, uočili smo nekoliko jedinki *P. spinosa* s neobičnim, glogu sličnim listovima na brojnim granama. Hibridizacija između rodova *Pyrus* i *Crataegus* doista bi mogla biti moguća, jer oba roda pripadaju plemenu Maleae (Sun i dr. 2024), što ukazuje na njihovu blisku taksonomsku povezanost. Nadalje, oba roda posjeduju osnovni broj kromosoma 17 (Evans i dr. 2002), za koji se smatra da je nastao događajima aneuploidizacije prije otprilike 50 milijuna godina (Considine i dr. 2012), s rodom *Gillenia* Moench kao vjerojatnim zajedničkim pretkom (Sun i dr. 2024). Zajednički broj kromosoma, zajedno s usklađenom fenologijom cvjetanja, reproduktivnom kompatibilnošću i zajedničkim oprašivačima, jedan je od glavnih preduvjeta za uspješnu hibridizaciju (Rieseberg i Carney 1998).

Naši rezultati temeljeni na morfološkoj analizi listova doista su pokazali nekoliko intermedijarnih jedinki, što ukazuje na moguću hibridizaciju između dviju vrsta. Alternativno, dimorfni listovi jedinki *P. spinosa* mogli bi se objasniti sporadičnom pojavom juvenilnih listova u odrasloj fazi. Naime, za sadnice krušvine je zabilježeno da imaju reznjaste, glogu slične listove (Dostálek 1980), što je također uočeno osobnim opažanjem mladih biljaka u tijeku eksperimenta klijanja sjemena na otvorenom, provedenog na Fakultetu šumarstva i drvne tehnologije u Zagrebu. Takve značajne razlike između juvenilnih i odraslih lisnih oblika u biljnih vrsta poznate su kao heteroblastija (Zotz i dr. 2011). Ovaj botanički fenomen različitih morfoloških fenotipova u juvenilnoj, prijelaznoj i odrasloj fazi prisutan je u mnogih poljoprivrednih vrsta, kao i u nekih drvenastih vrsta poput *Acacia confusa* Merr., *A. colei* Maslin et L.A.J.Thomson, *Eucalyptus globulus* Labill., *Hedera helix* L., *Quercus acutissima* Carruth. i *Populus* spp. (Manuela i Xu 2020).

Pojava juvenilnih listova u odrasloj fazi mogla bi se objasniti procesom pomlađivanja. Ovaj proces omogućuje biljkama da preokrenu karakteristike odrasle faze i povrate neke juvenilne osobine (Zhang i dr. 2020). Profiliranje malih RNA otkrilo je povećanje mikroRNA156 (miR156) tijekom pomlađivanja biljaka (Chen i dr. 2013), koja održava juvenilne osobine potiskivanjem grupe transkripcijskih faktora sličnih SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN (SPL) (Ye i dr. 2019). Dodatno, miR156 podliježe epigenetskoj regulaciji (Manuela i Xu 2020), što čini epigenetiku jednim od glavnih faktora u kontroli razvoja biljaka i pomlađivanja (Zhang i dr. 2020). Na primjer, novi izbojci iz žilišta odraslog stabla ili dugački izbojci koji se javljaju na starijim granama unutar krošnje, tzv „vodopije“, koji su vrlo česti u krušaka, smatraju se ontogenetski juvenilnima u usporedbi s matičnim stablom (del Tredici 2001). Među ostalim juvenilnim osobinama koje se pojavljuju na takvim izbojcima su dimorfni listovi, obično veći i varijabilniji u obliku (del Tredici 2017). U našem slučaju, ovo bi moglo biti alternativno objašnjenje za pojavu dimorfnih listova u krušvine. Međutim, potrebno je provesti daljnje genetičke i morfometrijske studije kako bi se donio konačan zaključak o hibridizaciji između vrsta *P. spinosa* i *C. monogyna*.

6. ZAKLJUČCI

Krušvina i jednoplodnički glog široko su rasprostranjeni duž obalnih područja južne Europe i igraju vitalnu ulogu u lokalnim ekosustavima i održavanju bioraznolikosti. Ova studija imala je za cilj dopuniti znanje o morfološkoj varijabilnosti ovih dviju simpatričnih vrsta. Rezultati su pokazali veliku varijabilnost morfoloških svojstava listova unutar i između istraživanih populacija, kao i jasnu diferencijaciju između dviju vrsta. Međutim, populacije gloga bile su bolje diferencirane od populacija krušvine, ali je potonja imala općenito raznovrsniju morfologiju listova. Visoka varijabilnost listova krušvine također se manifestirala kroz prisutnost dimorfnih, glogu sličnih listova u nekih jedinki, što je izazvalo sumnju na prisutnost davno opisanog, ali nedovoljno istraženog hibrida između ova dva roda. Iako su rezultati pokazali nekoliko intermedijarnih jedinki, moguće objašnjenje za dimorfne listove u jedinki krušvine, osim hibridizacije, moglo bi biti ponovno pojavljivanje juvenilnih listova na odraslim stablima putem pomlađivanja. Kako bi se donio konačan zaključak o postojanju hibridnih jedinki u sljedećoj studiji, trebalo bi uključiti DNA markere i mnogo veći uzorak, posebno morfološki intermedijarnih jedinki po populaciji.

7. LITERATURA

- Aldasoro, J. J., Aedo, C. Muñoz Garmendia, F., 1996: The genus *Pyrus* L. (Rosaceae) in south-west Europe and North Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121: 143–158. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1996.tb00749.x>.
- Bell, R. L., Itai, A., 2010: *Pyrus*. In: Kole C (ed) *Wild crop relatives: genomic and breeding resources*, Springer, Berlin/Heidelberg, pp 147–177.
- Bell, R. L., Hough, L. F., 1986: Interspecific and intergeneric hybridization of *Pyrus*. *HortScience* 21: 62–64. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.21.1.62>.
- Campbell, C. S., Evans, R. C., Morgan, D. R., Dickinson, T. A., Arsenault, M. P., 2007: Phylogeny of subtribe Pyrinae (formerly the Maloideae, Rosaceae): Limited resolution of a complex evolutionary history. *Plant Systematics and Evolution* 266 (1/2): 119–145. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0545-y>.
- Chen, Y.-T., Shen, C.-H., Lin, W.-D., Chu, H.-A., Huang, B.-L., Kuo, C.-I., Yeh, K.-W., Huang, L.-C., Chang, I.-F., 2012: Small RNAs of *Sequoia sempervirens* during rejuvenation and phase change. *Plant Biology* 15 (1): 27–36. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00622.x>.
- Considine, M. J., Wan, Y., D'Antuono, M. F., Zhou, Q., Han, M., Gao, H., Wang, M., 2012: Molecular genetic features of polyploidization and aneuploidization reveal unique patterns for genome duplication in diploid *Malus*. *PloS One* 7: 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029449>.
- del Tredici, P., 2001: Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *The Botanical Review* 67 (2): 121–140. <https://doi.org/10.1007/BF02858075>.
- del Tredici, P., 2017: Aging and rejuvenation in trees. *Arboricultural Consultant* 50 (1): 7–11.
- Dönmez, A. A., 2004: The genus *Crataegus* L. (Rosaceae) with special reference to hybridisation and biodiversity in Turkey. *Turkish Journal of Botany* 28 (1): 29–37.
- Dostálek, J., 1980: *Pyrus spinosa* und ihre Hybriden in Südwestbulgarien. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 15: 59–73. <https://doi.org/10.1007/BF02853139>.
- Edwards, J. E., Brown, P. N., Talent, N., Dickinson, T. A. Shipley, P. R., 2012: A review of the chemistry of the genus *Crataegus*. *Phytochemistry* 79: 5–26. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.04.006>.
- Evans, R. C., Campbell, C. S., 2002: The origin of the apple subfamily (Maloideae; Rosaceae) is clarified by DNA sequence data from duplicated GBSSI genes. *American Journal of Botany* 89: 1478–1484. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.9.1478>.
- Excoffier, L., Lischer, H. E. L., 2010: Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10 (3): 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>.
- Excoffier, L., Smouse, P. E., Quattro, J. M., 1992: Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction sites. *Genetics* 131: 479–491. <https://doi.org/10.1093/genetics/131.2.479>.

- Fichtner, A., Wissemann, V., 2021: Biological flora of the British Isles: *Crataegus monogyna*. *Journal of Ecology* 109 (1): 541–571. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13554>.
- Fischer, T. C., Malnoy, M., Hofmann, T., Schwab, W., Palmieri, L., Wehrens, R., Schuch, L. A., Müller, M., Schimmelpfeng, H., Velasco, R., Martens, S., 2014: F1 hybrid of cultivated apple (*Malus × domestica*) and European pear (*Pyrus communis*) with fertile F2 offspring. *Molecular Breeding* 34: 817–828. <https://doi.org/10.1007/s11032-014-0077-4>.
- Herman, J., 1971: Šumarska dendrologija, Zagreb, Hrvatska, Stanbiro, 470 str.
- Ibrahimov, A. M., Matsyura, A. V., Jankowski, K., 2020: Taxonomy of the wild species of genus *Crataegus* (Rosaceae): An updated review for the flora of Nakhchivan Autonomous Republic (Azerbaijan). *Biosystems Diversity* 28 (4): 445–454. <https://doi.org/10.15421/012057>
- Idžojtić, M., 2009: Dendrologija – list (Dendrology - leaf). University of Zagreb, Sveučilište u Zagrebu, Fakultet šumarstva i drvne tehnologije, Zagreb.
- Idžojtić, M., 2013: Dendrologija cvijet, češer, plod, sjeme. Sveučilište u Zagrebu, Fakultet šumarstva i drvne tehnologije, Zagreb.
- Khadivi, A., Heidari, P., Rezaei, M., Safari-Khuzani, A., Sahebi, M., 2019: Morphological variabilities of *Crataegus monogyna* and *C. pentagyna* in northeastern areas of Iran. *Industrial Crops and Products* 139: 111521. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111531>.
- Khadivi-Khub, A., Karimi, S., Kameli, M., 2015: Morphological diversity of naturally grown *Crataegus monogyna* (Rosaceae, Maloideae) in Central Iran. *Brazilian Journal of Botany* 38: 921–936. <https://doi.org/10.1007/s40415-015-0187-1>.
- Korotkova, N., Parolly, G., Khachatryan, A., Ghulikyan, L., Sargsyan, H., Akopian, J., Borsch, T. and Gruenstaedl, M., 2018: Towards resolving the evolutionary history of Caucasian pears (*Pyrus*, Rosaceae)—Phylogenetic relationships, divergence times and leaf trait evolution. *Journal of Systematics and Evolution* 56: 35–47. <https://doi.org/10.1111/jse.12276>.
- Krüssmann, G., 1960: Handbuch der Laubgehölze; Paul Parkey in Berlin und Hamburg, Verlag für Landwirtschaft, Veterinärmedizin, Gartenbau und Forstwesen: Berlin, Njemačka.
- Kumar, C., Singh, S. K., Pramanick, K. K., Verma, M. K., Srivastav, M., Singh, R., Bharadwaj, C., Naga, K. C., 2018: Morphological and biochemical diversity among the *Malus* species including indigenous Himalayan wild apples. *Scientia Horticulturae* 233: 204–219. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.01.037>.
- Larsen, A. S., Jensen, M., Kler, E. D., 2008: Crossability between wild (*Malus sylvestris*) and cultivated (*M. × domestica*) apples. *Silvae Genetica* 57 (3): 127–130. <https://doi.org/10.1515/sg-2008-0019>.
- Manuela, D., Xu, M., 2020: Juvenile leaves or adult leaves: Determinants for vegetative phase change in flowering plants. *International Journal of Molecular Science* 21 (24): 9753. doi: <https://doi.org/10.3390/ijms21249753>.
- Matsumoto, K., Tamura, F., Chun, J.-P., Tanabe, K., 2006: Native Mediterranean *Pyrus* rootstock, *P. amygdaliformis* and *P. elaeagrifolia*, present higher tolerance to salinity

- stress compared with Asian natives. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 75: 450–457. <https://doi.org/10.2503/jjshs.75.450>
- McNeill, J., Shaw, J. M. H., Wiersema, J. H., 2016: Proposal to preclude homonymy of generic names with names of intergeneric graft-hybrids (chimaeras). *Taxon* 65 (5): 1198–1199. <https://doi.org/10.12705/655.39>.
- Nabavi, S. F., Habtemariam, S., Ahmed, T., Sureda, A., Daglia, M., Sobarzo-Sánchez, E., Nabavi, S. M., 2015: Polyphenolic composition of *Crataegus monogyna* Jacq.: From chemistry to medical applications. *Nutrients* 7 (9): 7708–7728. <https://doi.org/10.3390/nu7095361>.
- Németh, C., Papp, N., Nosková, J., Höhn, M., 2020: Speciation by triparental hybridization in genus *Sorbus* (Rosaceae). *Biologia Futura* 71: 209–222. <https://doi.org/10.1007/s42977-020-00003-x>.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., Kassem, K. R., 2001: Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *Bioscience* 51: 933–938.
- Pasqualetto, G., Palmieri, L., Martens, S., Bus, V. G. M., Chagné, D., Wiedow, C., Malnoy, M. A., Gardiner, S. E., 2022: Molecular characterization of intergeneric hybrids between *Malus* and *Pyrus*. *Horticulture Research* 10 (1): uhac239. <https://doi.org/10.1093/hr/uhac239>.
- Phipps, J. B., O'Kennon, R. J., Lance, R. W., 2003: Hawthorns and medlars. Cambridge, UK: Royal Horticultural Society.
- Phipps, J. B., 2015: *Crataegus*. In: 1993+ FNAEC, ed. *Flora of North America North of Mexico*. New York and Oxford: Oxford University Press, 491–643.
- Phipps, J. B., 2016: Studies in *Mespilus*, *Crataegus*, and \times *Crataemespilus* (Rosaceae), I. differentiation of *Mespilus* and *Crataegus*, expansion of \times *Crataemespilus*, with supplementary observations on differences between the *Crataegus* and *Amelanchier* clades. *Phytotaxa* 257 (3): 201–229. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.257.3.1>.
- Poljak, I., Vahčić, N., Liber, Z., Šatović, Z., Idžojić, M., 2022: Morphological and chemical variation of wild sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) populations. *Forests* 13 (1): 55. <https://doi.org/10.3390/f13010055>
- Poljak, I., Vahčić, N., Liber, Z., Tumpa, K., Pintar, V., Zegnal, I., Vidaković, A., Valković, B., Kajba, D., Idžojić, M., 2021: Morphological and chemical diversity and antioxidant capacity of the service tree (*Sorbus domestica* L.) fruits from two eco-geographical regions. *Plants* 10 (8): 1691. <https://doi.org/10.3390/plants10081691>
- Poljak, I., Kajba, K., Ljubić, I., Idžojić, M., 2015: Morphological variability of leaves of *Sorbus domestica* L. in Croatia. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 84 (2): 249–259. <https://doi.org/10.5586/asbp.2015.023>
- Poljak, I., Šatović, Z., Vidaković, A., Tumpa, K., Idžojić, M., 2024: Population variability of rosemary willow (*Salix eleagnos* Scop.) based on leaf morphometry: Evidence of small and large-leaf morphotypes. *Šumarski List* 5-6: 219–236. <https://doi.org/10.31298/sl.148.5-6.1>.

- Postman, J. D., 2011: Intergeneric hybrids in Pyrinae (=Maloideae) subtribe of Pyreae in family Rosaceae at USDA genebank. *Acta Horticulturae* 918: 937–943. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2011.918.123>.
- Potter, D., Eriksson, T., Evans, R. C., Oh, S., Smedmark, J. E. E., Morgan, D. R., Kerr, M., Robertson, K. R., Arsenault, M., Dickinson, T. A., Campbell, C. S., 2007: Phylogeny and classification of Rosaceae. *Plant Systematics and Evolution* 266: 5–43. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0539-9>.
- R Core Team, 2016: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>. Accessed 15 June 2024.
- Rehder, A., 1949: Bibliography of cultivated trees and shrubs, hardy in the cooler temperate regions of the northern hemisphere. The Arnold arboretum of Harvard University, Jamaica Plain, Massachusetts.
- Rieseberg, R. H., Carney, S. E., 1998: Tansely review No. 102 Plant hybridization. *New Phytologist* 140: 599–624.
- Schuck, D. J., (2008): *Crataegus monogyna* Jacq. In: Roloff, A., Weisgerber, H., Lang, U., Stimm, B. (eds.), *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Wiley-VCH, Weinheim.
- Shimura, I., Ito, Y., Seike, K., 1983: Intergeneric hybrid between Japanese pear and quince. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 52 (3): 243–249. <https://doi.org/10.2503/jjshs.52.243>.
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J., 2012: *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Co., New York.
- Statistica (Data Analysis Software System), Version 13, 2018: TIBCO Software Inc., Palo Alto. <http://www.statsoft.com>.
- Sun, J., Zhao, D., Qiao, P., Wang, Y., Wu, P., Wang, K., Guo, L., Huang, L., Zhou, S., 2024: Phylogeny of genera in Maleae (Rosaceae) based on chloroplast genome analysis. *Frontiers in Plants Science* 15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1367645>.
- Van Tuyl, J. M., de Jeu, M. J., 1997: Methods for overcoming interspecific crossing barriers. In: Sawhney, V. K., Shivanna, K. R. (eds.), *Pollen biotechnology for crop production and improvement*, 273–292. Cambridge University Press, New York.
- Vidaković, A., Radunić, M., Poljak, I., 2024a: Variation in chemical composition and fruit morphometric traits of almond-leaved pear (*Pyrus spinosa* Forssk.) natural populations. *Genetic Resources and Crop Evolution*. <https://doi.org/10.1007/s10722-024-02059-3>
- Vidaković, A., Liber, Z., Šatović, Z., Idžojić, M., Volenec, I., Zegnal, I., Pintar, V., Radunić, M., Poljak, I., 2021: Phenotypic diversity of almond-leaved pear (*Pyrus spinosa* Forssk.) along Eastern Adriatic coast. *Forests* 12: 1630. <https://doi.org/10.3390/f12121630>.
- Vidaković, A., Šatović, Z., Liber, Z., Radunić, M., Skendrović Babojelić, M., Poljak, I., 2024b: Genetic diversity of *Pyrus pyraeaster* (L.) Burgsd. and *P. spinosa* Forssk.: evidence of introgression from cultivated into wild pear populations. *Trees*. <https://doi.org/10.1007/s00468-024-02553-2>

- Vidaković, A., Šatović, Z., Tumpa, K., Idžojić, M., Liber, Z., Pintar, V., Radunić, M., Runjić, T.N., Runjić, M., Rošin, J., Gaunt, D., Poljak, I., 2022: Phenotypic variation in European wild pear (*Pyrus pyraster* (L.) Burgsd.) populations in the North-Western part of the Balkan Peninsula. *Plants* 11: 335. <https://doi.org/10.3390/plants11030335>
- WFO, 2024: World Flora Online. Retrieved on June 15, 2024 from <https://www.worldfloraonline.org/>
- WinFolia TM, 2001: version PRO 2005b. Regent Instruments Inc., Quebec City.
- Ye, B.-B., Zhang, K., Wang, J.-W., 2019: The role of miR156 in rejuvenation in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Integrative Plant Biology* 62 (5): 550–555. <https://doi.org/10.1111/jipb.12855>.
- Zamani, A., Attar, F., Maroofi, H., 2012: A synopsis of the genus *Pyrus* (Rosaceae) in Iran. *Nordic Journal of Botany* 30: 310–332. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2011.00989.x>.
- Zhang, S. D., Jin, J. J., Chen, S. Y., Chase, M. W., Soltis, D. E., Li, H. T., Yang, J. B., Li, D. Z., Yi, T. S., 2017: Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. *New Phytologist* 214 (3): 1355–1367. <https://doi.org/10.1111/nph.14461>.
- Zhang, Z., Sun, Y., Li, Y., 2020: Plant rejuvenation: from phenotypes to mechanisms. *Plant Cell Reports* 39 (10): 1249–1262. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02577-1>.
- Zotz, G., Wilhelm, K., Becker, A., 2011: Heteroblasty—A review. *The Botanical Review* 77: 109–151. <https://doi.org/10.1007/s12229-010-9062-8>.