

Genotipska i fenološka varijabilnost poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u klonskim sjemenskim plantažama

Andrić, Ivan

Doctoral thesis / Disertacija

2018

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Forestry / Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:108:087188>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-05**



Repository / Repozitorij:

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





Sveučilište u Zagrebu
ŠUMARSKI FAKULTET

Ivan Andrić

**GENOTIPSKA I FENOLOŠKA
VARIJABILNOST POLJSKOG JASENA
(*Fraxinus angustifolia* Vahl) U KLONSKIM
SJEMENSKIM PLANTAŽAMA**

DOKTORSKI RAD

Zagreb, 2018.



University of Zagreb
FACULTY OF FORESTRY

Ivan Andrić

**GENOTYPIC AND PHENOLOGICAL
VARIABILITY OF NARROW-LEAVED ASH
(*Fraxinus angustifolia* Vahl) IN CLONAL
SEED ORCHARDS**

DOCTORAL THESIS

Zagreb, 2018.



Sveučilište u Zagrebu
ŠUMARSKI FAKULTET

IVAN ANDRIĆ

**GENOTIPSKA I FENOLOŠKA
VARIJABILNOST POLJSKOG JASENA
(*Fraxinus angustifolia* Vahl) U KLONSKIM
SJEMENSKIM PLANTAŽAMA**

DOKTORSKI RAD

Mentor:
prof. dr. sc. Davorin Kajba

Zagreb, 2018.



University of Zagreb
FACULTY OF FORESTRY

Ivan Andrić

**GENOTYPIC AND PHENOLOGICAL
VARIABILITY OF NARROW-LEAVED ASH
(*Fraxinus angustifolia* Vahl) IN CLONAL
SEED ORCHARDS**

DOCTORAL THESIS

Supervisor:
Full Professor Tenure Davorin Kajba, PhD

Zagreb, 2018.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Šumarski fakultet
Doktorski studij Šumarstvo i drvena tehnologija

Doktorski rad

Znanstveno područje: Biotehničko
Znanstveno polje: Šumarstvo
Znanstvena grana: Genetika i oplemenjivanje šumskog drveća

GENOTIPSKA I FENOLOŠKA VARIJABILNOST POLJSKOG JASENA (*Fraxinus angustifolia* Vahl) U KLONSKIM SJEMENSKIM PLANTAŽAMA

Ivan Andrić

Andrije Hebranga 7, 43500 Daruvar, Hrvatska, email: iandric@sumfak.hr

Doktorski rad izrađen je na Zavodu za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku Šumarskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu.

Mentor: Prof. dr. sc. Davorin Kajba

Sažetak na hrvatskom jeziku:

Istraživanje je provedeno u dvije klonske sjemenske plantaže poljskog jasena (Čazma, Nova Gradiška) na genotipovima koji pripadaju dvijema sjemenskim regijama. Genetička varijabilnost ispitana je s osam mikrosatelitnih biljega. Provedena su fenološka opažanja listanja i cvjetanja kroz tri sukcesivne godine (2014., 2015., 2016.). Na osnovu razvojnih faza listanja procijenjeni su kvantitativni genetički parametri, kao što su genotipska, okolišna i fenotipska varijanca, te nasljednost u širem smislu. Ispitane su ekotipske forme i utjecaj klimatoloških čimbenika na početak listanja (temperatura, oborine, insolacija). Kroz fenološka opažanja cvjetanja istraživana je dinamika cvjetanja, te oblici spolnosti poljskog jasena. Cilj istraživanja bio je utvrditi razinu unutarpopulacijske i međupopulacijske varijabilnosti, procijeniti vrijednosti nasljednosti za kvantitativno svojstvo listanja, utvrditi postojanje ekotipskih formi i utjecaj klimatoloških čimbenika na početak listanja, te dinamiku cvjetanja kroz trogodišnja fenološka opažanja. Na osnovu mikrosatelitnih biljega istraživani genotipovi ne pokazuju statistički značajnu međupopulacijsku genetičku različitost. Najviša genetička varijabilnost pripada unutarpopulacijskoj razini strukturiranosti. Procijenjeni kvantitativni parametri početka listanja ukazuju na umjerene vrijednosti nasljednosti, te na porast genotipske i smanjenje okolišne varijance srazmjerno sa starošću istraživanih genotipova. Svojstvo početka listanja poljskog jasena pokazuje tendenciju razdvajanja na dvije ekotipske forme (rana i kasna). Od ispitanih klimatoloških varijabli insolacija pokazuje najbolju statističku značajnost. Ispitane su mogućnosti primjene modela Growing Degree Days i Dynamic Model Chilling Portions, te je prag temperaturnih suma za sjemenske plantaže iznosio 13 °C, odnosno 15 °C, sa početkom mjerenja od 1. studenoga, dok za negativne temperaturne sume nije dobivena statistički značajna razlika. Istraživanjem spolnosti i cvjetanja u klonskim sjemenskim plantažama utvrđeno je postojanje muških i hermafroditnih cvatova, dok ženski cvatovi nisu utvrđeni. Zapažena je i promjena spola kod istih genotipova tijekom istraživanih godina.

Broj stranica: XIII + 178; **Broj slika:** 70; **Broj tablica:** 37; **Broj literaturnih navoda:** 299; **Jezik izvornika:** hrvatski.

Ključne riječi: poljski jasen, klonske sjemenske plantaže, jezgrični mikrosatelitni biljezi, genetička varijabilnost, fenologija listanja, nasljednost, ekotipske forme, GDD, DMCH, spolnost

Datum obrane: 12.01.2018.

Stručno povjerenstvo za obranu:

- 1. Prof. dr. sc. Marilena Idžojtić**, redovita profesorica u trajnom zvanju Šumarskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, predsjednica povjerenstva;
- 2. Prof. dr. sc. Davorin Kajba**, redoviti profesor u trajnom zvanju Šumarskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, mentor;
- 3. Prof. dr. sc. Jerko Gunjača**, redoviti profesor Agronomskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, član.

Rad je pohranjen: u Nacionalnoj i sveučilišnoj knjižnici u Zagrebu (Hrvatske bratske zajednice 4, 10000 Zagreb), na Sveučilištu u Zagrebu (Trg Republike Hrvatske 14, 10000 Zagreb) i na Šumarskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu (Svetošimunska 25, 10000 Zagreb).

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Forestry
Postgraduate doctoral study Forestry and Wood Technology

Doctoral thesis

Scientific area: Biotechnology
Scientific field: Forestry
Scientific branch: Genetics and forest tree breeding

GENOTYPIC AND PHENOLOGICAL VARIABILITY OF NARROW LEAVED ASH (*Fraxinus angustifolia* Vahl) IN CLONAL SEED ORCHARDS

Ivan Andrić

Andrije Hebranga 7, 43500 Daruvar, Croatia, email: iandric@sumfak.hr

Doctoral thesis performed at Department of Forest Genetics, Dendrology and Botany of Faculty of Forestry University of Zagreb.

Supervisor: Prof. dr. sc. Davorin Kajba

Abstract:

The narrow-leaved ash (*Fraxinus angustifolia* Vahl) is one of the three indigenous ash species in Europe. The largest continuous complexes of the narrow-leaved ash in the Republic of Croatia are located along the Sava river (80% of the total area). Over the recent years, the dieback of the narrow-leaved ash had a decreasing trend on natural regeneration, both in Europe and in the Republic of Croatia. Research into the genotypic and phenology variability was conducted in two clonal seed orchards (Čazma, Nova Gradiška) on a total of 92 genotypes belonging to two seed regions (seed region Upper Posavina, Middle Croatia and Pokuplje, and seed region Middle Posavina). Genetic variability was tested with eight microsatellite markers (Femsatl 4, Femsatl 8, Femsatl 10, Femsatl 11, Femsatl 16, M2-30, FR639485, FR646655). Phenological observations of the flushing and flowering were conducted over three consecutive years (2014, 2015, 2016), and performed in regular seven-day intervals from the beginning of February until the end of June. Flushing and flowering were classified into six development phases (six phases of flushing and six phases of flowering). Based on the development phases of flushing, quantitative genetic parameters were estimated, such as genotypic, environmental and phenotypic variance, and broad-sense heritability. Ecotypic forms and the impact of climate factors (temperature, precipitation, insolation) on the beginning of flushing were studied. Phenological observations of flowering were used to study the dynamics of flowering and the forms of sexuality of the narrow-leaved ash. The aim of the study was to determine the level of intra and interpopulation variability, assess the values of heritability for the quantitative trait of flushing, establish the existence of ecotypic forms and impact of climate factors on the beginning of flushing, and the flowering dynamics through three-year phenological observations. Based on microsatellite markers, the studied genotypes do not express a statistically significant interpopulation genetic variability ($F_{ST} = 0.007$; $p = 0.018$). The highest genetic variability belongs to the intrapopulation level of structure (99.30 %). The estimated quantitative trait of the beginning of flushing suggest moderate to high values of heritability ($H^2 = 0.20$ to 0.63), and an increase in genotypic and decrease in environmental variance in proportion with the age of the studied genotypes. The property of the beginning of flushing of the narrow-leaved ash expressed a tendency of separation into two ecotypic forms (early and late), where the forms differ/separate by 12 days on average. The Čazma clonal seed orchard contains a considerably larger share of genotypes expressing a tendency for later flushing (69 %), unlike the clonal seed orchard of Nova Gradiška, where the majority are early flushing genotypes (64 %). Of the studied climate variables, insolation expressed the best statistical significance with regard to the variable of the beginning of flushing (CSO Čazma, $r = 0.89$; CSO Nova Gradiška, $r = 0.96$). The possibilities of applying the models of Growing Degree Days and Dynamic Model Chilling Portions were studied, and the temperature sum threshold for seed orchards was 13°C (CSO Čazma) and 15°C (CSO Nova Gradiška), with the measurements beginning on November 1, whereas for negative temperature sums no statistically significant difference was obtained ($p = 0.854$). Research into the sexuality and flowering in clonal seed orchards resulted in the establishment of the existence of male and hermaphrodite inflorescences, whereas female inflorescences were not found. Also observed was a change of sex in the same genotypes over the studied years.

Number of pages: XIII + 178; **Number of figures:** 70; **Number of tables:** 37; **Number of references:** 299; **Original in:** croatian.

Key words: narrow-leaved ash, clonal seed orchard, nuclear microsatellite markers, genetic variability, leaf phenology, heritability, ecotypic forms, GDD, DMCH, gender

Date of the thesis defense: 12.01.2018.

Reviewers:

- 1. Prof. dr. sc. Marilena Idžojić**, PhD, Full Professor Tenure, Faculty of Forestry University of Zagreb, President of the Committee;
- 2. Prof. dr. sc. Davorin Kajba**, PhD, Full Professor Tenure, Faculty of Forestry University of Zagreb, Supervisor;
- 3. Prof. dr. sc. Jerko Gunjača**, PhD, Full Professor Tenure, Faculty of Agriculture University of Zagreb, Member.

Thesis deposited in: National and University Library in Zagreb (Hrvatske bratske zajednice 4, 10000 Zagreb), University of Zagreb (Trg Republike Hrvatske 14, 10000 Zagreb), Faculty of Forestry University of Zagreb (Svetošimunska 25, 10000 Zagreb).

INFORMACIJE O MENTORU



Prof. dr. sc. Davorin Kajba rođen je 22. kolovoza 1956. godine u Zagrebu, gdje je završio osnovnu i srednju školu. Diplomirao je na Šumarskom fakultetu u Zagrebu 1984. godine, od kada započinje rad u svojstvu pripravnika, te kasnije asistenta. Na fakultetu je prošao sve stupnjeve napredovanja, a sada je u zvanju redovitog profesora u trajnom zvanju.

Prof. dr. sc. Davorin Kajba istaknuo se sa svojim znanstveno-istraživačkim i stručnim radom na području šumarstva, a naročito na oplemenjivanju i očuvanju genetske raznolikosti šumskog drveća. Objavio je značajan broj znanstvenih i stručnih radova (preko 160). Posebno treba naglasiti koautorstvo dvaju sveučilišnih udžbenika: „*Šumarska genetika*“ i „*Oplemenjivanje šumskog drveća i očuvanje njegove genetske raznolikosti*“. Objavio je i 13 poglavlja u devet znanstvenih knjiga i monografija. Cijeli znanstveni opus predloženika, kao i projekti na kojima je bio angažiran kao voditelj ili suradnik bili su u primjeni stečenih znanja u suradnji sa šumarskom strukom. Objavljeni radovi donose nove spoznaje i nove znanstvene rezultate iz područja oplemenjivanja i očuvanja genetske raznolikosti šumskog drveća, te uzgajanja šuma.

Sudjelovao na više od 70 međunarodnih znanstvenih skupova u Europi, sjevernoj i južnoj Americi, te Aziji, na kojima je imao ukupno 23 priopćenja, kao i sedam pozvanih predavanja na međunarodnom znanstvenom skupu. Također je objavio značajne radove koji su utjecali na razvoj šumarske znanosti u Republici Hrvatskoj, a citiranost radova ukazuje i na afirmaciju znanstvenika izvan zemlje. Bio je znanstveni suradnik na dva projekta FP 7 (BEE, BENWOOD, financiranih od strane Europske Komisije), a tijekom svoga znanstvenog i stručnog rada bio je voditelj jednog međunarodnog projekta i suradnik na 10 međunarodnih projekata. Bio je voditelj na ukupno devet domaćih projekata (MZOŠ, Hrvatske šume), a kao suradnik je bio uključen u još 11 nacionalnih znanstvenih projekata. Sudjelovao je u projektima financiranim od Europske Komisije kao suradnik i savjetnik (projekti LIFEGENMON – LIFE+ for European Forest Genetic monitoring system i EUFORINNO European Forest Research and Innovation), te u Cost akcijama FP 1103 FRAXBACK i FP 1403 NNEXT.

Od 1998. godine voditelj je poslijediplomskog studija, te je kreirao novi program studija i voditelj je poslijediplomskog specijalističkog studija *Oplemenjivanje i očuvanje genetske raznolikosti šumskog drveća*. Bio je mentor je na više od 40 diplomskih/završnih

radova, na 6 magistarskih i 7 doktorskih radova. Sa poslijediplomantima i doktorantima objavio je 37 radova.

Prof. dr. sc. Davorin Kajba izabran je za prodekana Šumarskog odsjeka (2002/03 i 2003/04), a od 1999. do 2004. godine bio je vršiteljem dužnosti predstojnika Zavoda za šumarsku genetiku i dendrologiju.

Nacionalni je koordinator EUFORGEN-a (Europskog programa očuvanja šumskih genetskih resursa) i bio je član je znanstvenog tima International Energy Agency/IEA i nacionalni voditelj više znanstvenih zadataka. Član je Upravnog vijeća Regionalne energetske agencije Sjeverozapadne Hrvatske.

Izvanredni je član Akademije šumarskih znanosti, a aktivni je član Hrvatskog šumarskog društva, Hrvatskog genetičkog društva, Hrvatskog ekološkog društva, te Istočnoalpskog-Dinarskog društva za istraživanje vegetacije. Član je više različitih povjerenstava pri Ministarstvu poljoprivrede i Ministarstvu zdravlja.

Prof. dr. sc. Davorin Kajba radio je na unapređenju oplemenjivanja, sjemenarstva i uzgajanja šuma, a kroz stručni rad razvijao je koncepciju i strategiju korištenja oplemenjenog klonskog i generativnog materijala pri osnivanju kultura i klonskih sjemenskih plantaža u Hrvatskoj. Iz dugogodišnjeg rada na hibridizaciji i selekciji brzorastućih vrsta šumskog drveća u 2015. godini ostvarena su četiri nova klona vrbe za produkciju biomase u kulturama kratkih ophodnji (KKO). Dobitnik je državne nagrade za znanost za 2015. godinu.

PREDGOVOR I ZAHVALE

Doktorski rad izrađen je na Zavodu za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku, Šumarskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, pod mentorstvom Prof. dr. sc. Davorina Kajbe. Rad je rezultat istraživanja provedenog u sklopu projekta „Uloga biotičkih čimbenika na vitalitet poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u poplavnim šumama Hrvatske“ financiranog od strane Hrvatske zaklade za znanost, čiji je voditelj Prof. dr. sc. Josip Margaletić. Veliko mi je zadovoljstvo, a i neizmjerena čast što sam svoju daljnju naobrazbu, nakon završenog diplomskog studija Šumarstva, smjer Uzgajanje i uređivanje šuma s lovnim gospodarenjem, realizirao upravo na Šumarskom fakultetu, te stekao akademski stupanj doktora znanosti. Osim što sam svom mentoru donio još jedan novi izazov, sebi titulu, veseli me što sam i Šumarskom fakultetu doprinjeo jednim doktorskim radom.

Prof. dr. sc. Josipu Margaletiću voditelju projekta „Uloga biotičkih čimbenika na vitalitet poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u poplavnim šumama Hrvatske“, zahvaljujem što je mjesto znanstvenog novaka dodijelio prof. dr. sc. Davorinu Kajbi, te samim time i meni omogućio radno mjesto, upisivanje doktorskog studija, a u konačnici i stjecanje doktorata znanosti. Zahvaljujem također i na iznimnoj novčanoj podršci tijekom svih segmenata istraživanja.

Akademiku Igoru Aniću zahvaljujem na ukazanom povjerenju u mene, te na iznimnoj pomoći bez koje ne bih imao prilike da se dokažem.

Prof. dr. sc. Marileni Idžojtić hvala na konstantnoj sugestivnoj pomoći tijekom mog doktorskog studija. Vremena za izradu doktorata nije bilo mnogo, i upravo ste Vi bili ona osoba koja bi me svaki puta na hodniku dobronamjerno podsjećali kako doktorirati u tako kratkom vremenu znači raditi, raditi i raditi, te Vam stoga još jednom hvala. Hvala isto tako i na konstruktivnim savjetima tijekom recenzije doktorskog rada.

Prof. dr. sc. Jerku Gunjači zahvaljujem na značajnoj pomoći oko statističke obrade kvantitativnih genetičkih parametara. Također zahvaljujem i za konstruktivne sugestije oko drugih dijelova doktorata koje su nemjerljivo doprinjele kvaliteti rada. Zadovoljstvo mi je bilo surađivati s Vama.

Prof. dr. sc. Zlatku Šatoviću zahvaljujem na pomoći oko statističke analize molekularnih podataka.

Dr. sc. Bertholdu Heinzeu voditelju odjela za genomska istraživanja Federalnog instituta za šumarstvo u Beču (Austrian Research Centre for Forests, BFW), te njegovom osoblju zahvaljujem na susretljivošću i pomoći oko mojih molekularnih istraživanja u njihovim laboratorijima.

Dr. sc. Silviu Šimonu veliko hvala na nesebičnoj pomoći prilikom mojih prvih laboratorijskih istraživanja.

Dr. sc. Igoru Poljaku zahvaljujem u prvom redu što me je prijateljski prihvatio na Zavodu. Iznimno sam mu zahvalan na velikoj pomoći prilikom mojih prvih pokušaja savladavanja statističkih analiza, a isto tako i ne manje važno hvala na korisnim sugestijama i pomoći oko pisanja moga prvog znanstvenog rada.

Zahvaljujem mladim znanstvenicima, mladim mozgovima, mladim zaljubljenicima u šumarstvo koji su prolazili kroz moj krug slobode, ja kroz njihov i tako u krug skupa „koračali“ kroz doktorate i međusobno si pomagali i to: Karlu Beljanu, Valentinu Pintaru, Jeleni Kranjec, Sanji Mrmić i Ivanu Lukiću. Od neznanstvenih, ali pametnih i mladih mozgova i zaljubljenika u život zahvaljujem mojim dugogodišnjim prijateljima iz privatnog života što su bili i jesu uz mene. Svi ste vi na svoj način doprinjeli mojoj osobnosti i autentičnosti.

Zahvaljujem djelatnicima Hrvatskih šuma, Uprave šuma Nova Gradiška (Šumarija Nova Gradiška) i Uprave šuma Bjelovar (Šumarija Čazma) što su mi susretljivo izašli u susret i omogućili istraživanja na njihovom području.

Posebne zahvale

Gospodinu Vladimiru Mihetecu (Profesoru Mihetecu) hvala. Hvala Vladi u prvom redu na cjelokupnoj pomoći oko terenskog dijela istraživanja, a koji je vezan za moj doktorski rad. Hvala na društvu, toplim riječima i savjetima. Iznimna mi je čast što sam imao priliku upoznati takvog čovjeka i što imam i dalje priliku družiti se s nekim kao što ste Vi. Velik ste čovjek, malih zahtjeva i široke ruke.

Poštovanom Prof. dr. sc. Davorinu Kajbi (profesoru, mentoru i šefu) zahvaljujem što mi je omogućio radno mjesto, imao povjerenja u mene, prihvatio me da vodi kao doktoranda, osigurao mi izvrsne radne uvjete, dodatno i značajno financijski pomagao terenska istraživanja, opremu i znanstvena putovanja. Mnogo papira je ispisano i mnogo rečenica

izmjenjeno za stolom u Vašem uredu i mnogo sam toga imao prilike usvojiti, naučiti i u svome radu, pa i u životu primjeniti. Hvala što ste prihvatili još jedan izazov i mene kao doktoranda, jer u konačnici na ovim koricama možda piše moje ime, ali je „smjesa znanstvenog produkta“ zapravo zajednička. Vremena za istraživanje, logističko strukturiranje i pisanje rada nije bilo mnogo, no uz ono što smo zatvorili, odnosno zaključili, mislim da smo dosta toga i otvorili, a samim time napravili temelje bar za daljnja promišljanja. Sve u svemu iznimno produktivno, poučno, interesantno i izazovno „putovanje“. Hvala Profesore još jednom na svemu kako u moje ime tako i u ime moje obitelji. Iznimna mi je čast bila surađivati s Vama.

Zahvaljujem cjelokupnoj rodbini koja je kroz moj život bili uz mene. Hvala vam od srca na potpori, te na drugim majčinski, očinskim i sestrinskim osjećajima. Maloj Iskri i malom Jakovu zahvaljujem na poklonjenoj dječjoj ljubavi, a tebi sestro Nedeljkovička zahvaljujem na ljubavi i dubokoumnim kognitivnim dvobojima. Ja sam svoje odradio, a sad ste vas troje na redu.

I ništa bez obitelji. Draga mama Kato teško je tebi pisati zahvalu jer zaslužuješ u najmanju ruku spomenik. Hvala ti na cjeloživotnoj požrtvovnosti za nas, na odricanju i borbi. Ovaj rad je samo jedan od dokaza da uspjevamo i da idemo naprijed. Zahvalan sam ti za svaki dan, pa i ovaj, hvala. Draga baba Maro, dragi borcu naš hvala ti na odgoju i poklonjenoj ljubavi. Velika si osoba. Draga sestro Ivana, dragi razmaženko naš, hvala ti na sestrinskoj ljubavi i pažnji, na velikoj potpori koja si mi bila i koja i dalje jesi. Ovaj doktorski rad poklanjam vama trima.

KRATICE

AMOVA	<i>Analysis of Molecular Variance</i> ; analiza molekularne varijance – temelj analize molekularne varijance je mogućnost razdiobe matrice genetskih udaljenosti između jedinki na njezine sastavne dijelove
CGIAR	<i>Consultative Group on International Agricultural Research</i> ; organizacija koja je posvećena smanjenju siromaštva i gladi, poboljšanju ljudskog zdravlja i prehrane, te povećanju otpornosti ekosustava kroz svoja istraživanja
CV	<i>Koeficijent varijacije</i> ; omjer vrijednosti standardne devijacije uzorka sa srednjom vrijednosti podataka u uzorku
DHMZ	<i>Državni hidrometeorološki zavod</i> ; tijelo je državne uprave, nacionalna meteorološka i hidrološka služba
DMCH	<i>Dynamic Model Chilling Portions</i> ; indeks, odnosno pokazatelj utjecaja zimskih temperatura na završetak dormantnosti
DNK	<i>Deoksiribonukleinska kiselina</i> ; nosilac nasljednog materijala u većine organizama
FAO	<i>Food and Agriculture Organization</i> ; organizacija za prehranu i poljoprivredu
FIS	<i>Fixation index</i> ; fiksacijski indeks
FRAXIGEN	<i>Sustainable conservation and regeneration of European Fraxinus populations</i> ; projekt financiran od strane Europske komisije
GDD	<i>Growing Degree Days</i> ; model temperaturnih suma u čijoj osnovi se zbrajaju srednje temperaturne zraka iznad određenog temperaturnog praga
H	<i>Haplotip</i> ; geni koji se ne rekombiniraju i nemaju svoj par na drugom kromosomu
H ²	<i>Nasljednost</i> ; udio genetske podloge u fenotipu
H _E	<i>Expected Heterozygosity</i> ; očekivana heterozigotnost
H _o	<i>Observed Heterozygosity</i> ; zapažena heterozigotnost

IBP	<i>International Biological Program, United States of America</i> ; osnovan sa svrhom koordinacije velikim ekološko-okolišnim studijama
IUCN	<i>International Union for Conservation of Nature</i> ; međunarodni savez za očuvanje prirode
KSP	<i>Klonska sjemenska plantaža</i> ; plantaža osnovana za proizvodnju genetski poboljšanog sjemena
N_a	<i>Number of Alleles</i> ; Ukupan broj alela
Nar	<i>Allelic richness</i> ; alelno bogatstvo
NN	<i>Narodne novine</i> ; službeni list Republike Hrvatske
Npr	<i>Private alleles</i> ; privatni aleli
nSSR	<i>Jezgrični mikrosatelitni biljezi</i> ; najčešće korišteni DNK biljezi kod istraživanja populacijskih struktura živih organizama
Pb	<i>Base pair</i> ; parovi baza
PCA	<i>Principal Component Analysis</i> ; analiza glavnih komponenata
PCoA	<i>Principal Coordinate Analysis</i> ; analiza glavnih koordinata
PCR	<i>Polymerase Chain Reaction</i> ; polimerazna lančana reakcija – metoda kojom se relativno kratki dio DNK molekule umnožava u veliki broj identičnih kopija
PIC	<i>Polymorphism Information Content</i> ; informacijski sadržaj polimorfizma – mjerilo alelne raznolikosti koje predstavlja udio informativnog potomstva
ŠRM	<i>Šumski reprodukcijski materijal</i> ; prema zakonu ŠRM obuhvaća sjemenski materijal, biljne dijelove i sadni materijal šumskih svojti
σ_G^2	<i>Genotipska varijanca</i> ; aditivna komponenta (s roditelja na potomstvo) i neaditivna komponenta (nelinearne kombinacije-interakcije gena)
σ_E^2	<i>Okolišna varijanca</i> ; nemjerljiva komponenta, izvor varijabilnosti na osnovu fenotipa
σ_P^2	<i>Fenotipska varijanca</i> ; suma okolišne i genotipske varijance

SADRŽAJ

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA	I
BASIC DOCUMENTATION CARD	II
INFORMACIJE O MENTORU	IV
PREDGOVOR I ZAHVALE	VI
KRATICE.....	IX
1. UVOD	1
1.1. OPĆE ZNAČAJKE POLJSKOG JASENA	1
1.1.1. Rod <i>Fraxinus</i>	1
1.1.2. Sistematika, taksonomija i prirodna rasprostranjenost	2
1.1.3. Morfološke značajke	5
1.1.4. Reproduktivna biologija	6
1.1.5. Ekološke značajke	8
1.1.6. Šumske zajednice i staništa u jugoistočnom dijelu srednje Europe	12
1.2. KLONSKE SJEMENSKE PLANTAŽE	15
1.3. ŠUMSKI REPRODUKCIJSKI MATERIJAL	19
1.4. GENETIČKA VARIJABILNOST	22
1.4.1. Molekularni biljezi	24
1.4.2. Kvantitativni parametri.....	25
1.5. FENOLOGIJA I FENOLOŠKO MODELIRANJE.....	27
1.5.1. Dormantnost kod šumskog drveća	29
1.5.2. Početak listanja.....	30
1.5.3. Vremenski pomaci fenoloških događanja	32
1.6. ŠUMSKI EKOSUSTAVI I GLOBALNA PROMJENA KLIME	34
1.7. DOSADAŠNJA SAZNANJA O GENETIČKOJ VARIJABILNOSTI POLJSKOG JASENA	36
1.8. CILJEVI ISTRAŽIVANJA	40
2. MATERIJAL I METODE RADA	41
2.1. PODRUČJE ISTRAŽIVANJA	41
2.1.1. Klonska sjemenska plantaža poljskog jasena u Čazmi.....	41
2.1.3. Klonska sjemenska plantaža poljskog jasena u Novoj Gradišci.....	46
2.3. ISTRAŽIVANE MOLEKULARNE ANALIZE	51
2.3.1. Prikupljanje biljnog materijala	51
2.3.2. Izolacija i analiza ukupne stanične DNK	52

2.3.3. Statistička obrada podataka	53
2.3.3.1. Deskriptivna statistika	53
2.3.3.2. Nul-aleli	54
2.3.3.3. Analiza glavnih koordinata	54
2.3.3.4. Mjerila genetičke udaljenosti	55
2.3.3.5. Analiza molekularne varijance	56
2.3.3.6. Bayesovska analiza populacijske strukture	57
2.4. ISTRAŽIVANA KVANTITATIVNA SVOJSTVA	59
2.4.1. Prikupljanje i obrada podataka	59
2.4.2. Statistička obrada podataka	59
2.4.2.1. Komponente varijanci	59
2.4.2.2. Nasljednost	60
2.4.2.3. Vrijednost adaptacijske prilagodbe	61
2.5. ISTRAŽIVANA FENOLOŠKA SVOJSTVA	62
2.5.1. Prikupljanje i obrada podataka	62
2.5.2. Pozitivne temperaturne sume	64
2.5.2.1. Growing Degree Days	64
2.5.2.2. Pozitivne dnevne temperature suhog termometra	64
2.5.3. Negativne temperaturne sume	65
2.5.3.1. Dynamic Model Chilling Portions	65
2.5.3.2. Negativne dnevne temperature suhog termometra	65
2.5.4. Statistička obrada podataka	66
2.5.4.1. Deskriptivna statistika	66
2.5.4.2. Klaster analiza	66
2.5.4.3. Analiza varijance	66
2.5.4.4. Korelacijske analize	67
3. REZULTATI	68
3.1. REZULTATI ISTRAŽIVANJA MOLEKULARNIH PARAMETARA	68
3.1.1. Deskriptivna statistika	68
3.1.2. Nul-aleli	70
3.1.3. Analiza glavnih koordinata	70
3.1.4. Mjerila genetičke udaljenosti	71
3.1.5. Analiza molekularne varijance	72
3.1.6. Bayesovska analiza populacijske strukture	72
3.2. REZULTATI ISTRAŽIVANJA KVANTITATIVNIH PARAMETARA LISTANJA	75

3.2.1. Klonska sjemenska plantaža Čazma (2014. godina)	75
3.2.2. Klonska sjemenska plantaža Čazma (2015. godina)	77
3.2.3. Klonska sjemenska plantaža Čazma (2016. godina)	79
3.2.4. Klonska sjemenska plantaža Nova Gradiška (2014. godina)	81
3.2.5. Klonska sjemenska plantaža Nova Gradiška (2015. godina)	83
3.2.6. Klonska sjemenska plantaža Nova Gradiška (2016. godina)	85
3.2.7. Komparativna analiza kvantitativnih parametara listanja između klonskih sjemenskih plantažama Čazma i Nova Gradiška.....	87
3.3. REZULTATI ISTRAŽIVANJA FENOLOŠKOG SVOJSTVA LISTANJA.....	89
3.3.1. Deskriptivna statistika	89
3.3.2. Ekotipske fenoforme	90
3.3.3. Analiza varijance za istraživane klonske sjemenske plantaže.....	94
3.3.4. Pozitivne temperaturne sume	97
3.3.5. Negativne temperaturne sume	102
3.3.6. Oborine.....	105
3.3.7. Dnevno isijavanje Sunca	106
3.4. REZULTATI ISTRAŽIVANJA FENOLOŠKOG SVOJSTVA CVJETANJA.....	108
3.4.1. Morfološka obilježja cvatova	108
3.4.2. Deskriptivna statistika	110
3.4.3. Dinamika spolnosti.....	113
4. RASPRAVA.....	119
4.1. ISTRAŽIVANA MOLEKULARNA SVOJSTVA	119
4.2. ISTRAŽIVANA KVANTITATIVNA SVOJSTVA	123
4.3. ISTRAŽIVANA FENOLOŠKA SVOJSTVA LISTANJA.....	128
4.4. ISTRAŽIVANA FENOLOŠKA SVOJSTVA CVJETANJA	134
5. ZAKLJUČCI	138
6. POPIS CITIRANE LITERATURE.....	139
7. POPIS SLIKA	170
8. POPIS TABLICA.....	173
9. ŽIVOTOPIS	175
10. CURICULUM VITAE.....	178

1. UVOD

1.1. OPĆE ZNAČAJKE POLJSKOG JASENA

1.1.1. Rod *Fraxinus*

Rod *Fraxinus* jedan je od 24 rodova iz porodice maslina (Oleaceae), a obuhvaća 43 vrste prirodno rasprostranjene u umjerenom i subtropskom području sjeverne hemisfere (Wallander 2008). Glavnina vrsta unutar roda uglavnom je drveće od kojih je većina listopadnog karaktera, ali također postoje i vrste vazdazelenog karaktera i to uglavnom grmolike vrste adaptirane na sušlje ekološke uvjete. Od ukupnog broja vrsta njih 19 je rasprostranjeno u sjevernoj i srednjoj Americi (od Kanade pa do Gvatemale), a 24 u Europi, sjevernoj Africi i Aziji. Oko dvije trećine vrsta oprašuje se vjetrom (anemofilija), a ostale pomoću kukaca (zoofilija/zoidofilija). Većina vrsta koje se oprašuju pomoću kukaca rasprostranjene su u istočnoj Aziji, dok su vrste koje se oprašuju pomoću vjetra rasprostranjene u pojasu umjerenih šumskih ekosustava i suših područja sjeverne hemisfere (Fraxigen 2005).

U Europi pa tako i u Hrvatskoj rastu tri autohtone vrste jasena i to poljski jasen (*Fraxinus angustifolia* Vahl), obični jasen (*Fraxinus excelsior* L.) te crni jasen (*Fraxinus ornus* L.). Obični i poljski jasen oprašuju se vjetrom, dok crni jasen sa svojim bijelim upadljivim cvatovima privlači kukce kao oprašivače i najbliži je vrstama iz Azije. Obični i poljski jasen vrlo su usko povezani i imaju mnogo sličnih morfoloških obilježja te ih je ponekad na terenu vrlo teško razlikovati, pogotovo u područjima gdje uspijevaju u mješovitim sastojinama. Hibridizacija običnog i poljskog jasena moguća je na područjima gdje im se areali dodiruju ili preklapaju. Na područje Europe introducirane su i američke vrste jasena poput *Fraxinus americana* L. i *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, (Fraxigen 2005).

1.1.2. Sistematika, taksonomija i prirodna rasprostranjenost

Carstvo: Plantae

Divizija: Magnoliophyta

Razred: Magnoliopsida

Red: Lamiales

Porodica: Oleaceae

Rod: *Fraxinus*

Vrsta: *Fraxinus angustifolia*

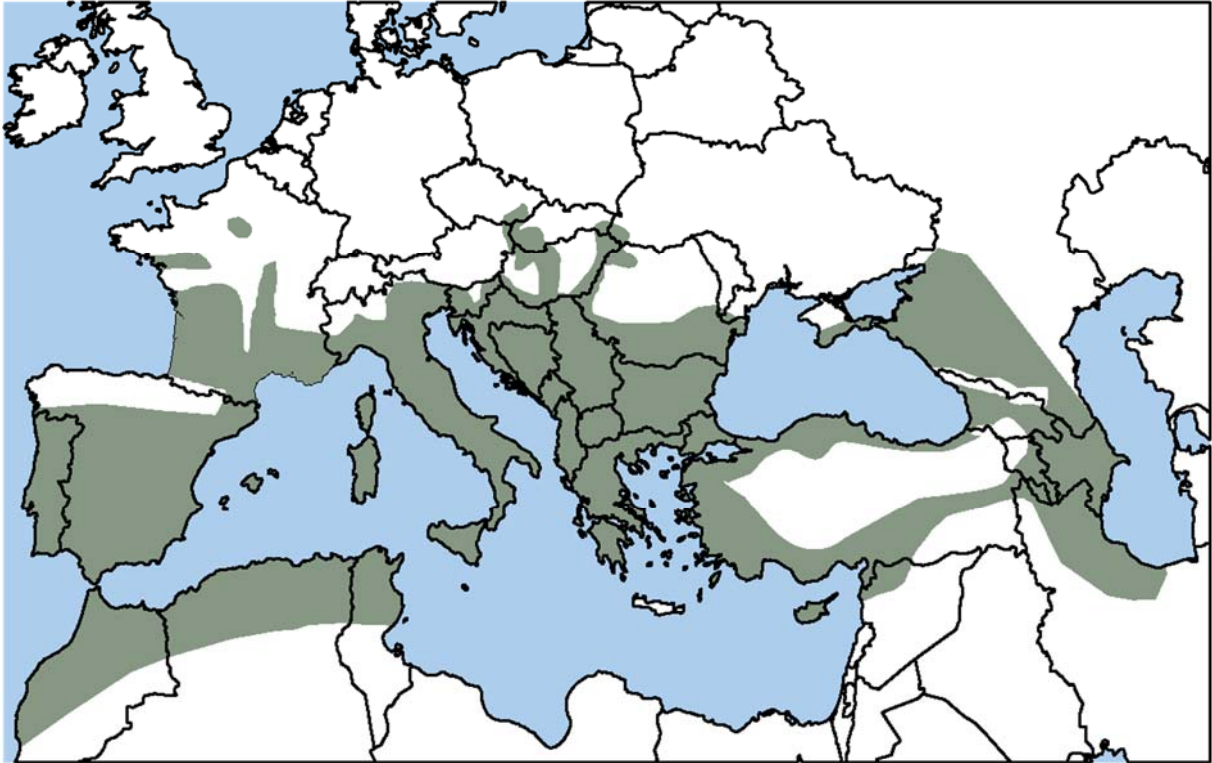
Dansko-norveški botaničar Vahl (1804) u svome dijelu „*Enumeratio Plantarum*“ donosi prvi opsi poljskog jasena u botaničkoj literaturi i to na primjercima iz Španjolske. Na osnovu toga izdvaja poljski jasen kao zasebnu vrstu i dodjeljuje mu ime *Fraxinus angustifolia* (angustifolius - uskolisni). Njemački botaničar Carl L. Willdenow 1805. godine opisuje primjerke s Kavkaza te im dodjeljuje ime *Fraxinus oxycarpa* (oxycarpus - oštroplodni). Tri godine kasnije (1808. godine), Friedrich A. Marschall von Bieberstein opisuje primjerke s Krima te im dodjeljuje ime *Fraxinus oxyphylla* (oxyphylus - oštrolisni). Već tada moglo se zaključiti postojanje značajne unutarvrzne morfološke varijabilnosti poljskog jasena, koja stvara pomutnju u taksonomskoj rasčlambi sve do današnjih dana.

Zbog značajne morfološke varijabilnosti postoji mnogo različitih mišljenja i stavova o taksonomskoj pripadnosti poljskog jasena, uslijed čega je opisan cijeli niz podvrsta i varijeteta. Veliki broj nižih taksona opisan je na osnovu morfologije lista i ploda. Najčešće je citirana podjela na tri podvrste, jasno geografski izolirane (Fraxigen 2005; Tutin 1972):

- *Fraxinus angustifolia* subsp. *angustifolia* (zapadni Mediteran);
- *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa* (Bieb. ex Willd.) Franco & Rocha Afonso (istočni dio srednje Europe i južna Europa od Španjolske istočno);
- *Fraxinus angustifolia* subsp. *syriaca* (Boiss.) Yalt. (Turska i istočno do Irana).

Osim po geografskoj dislokaciji ove tri podvrste poljskog jasena razlikuju se po obliku sjemena te po broju liski, ali postoje također mnoge prijelazne forme zbog čega je ponekad identifikacija pojedine podvrste otežana. Nadalje, postoje i različite fenotipske forme poljskog jasena (fo. *parviflora* i fo. *rotundifolia*). Forma *rotundifolia* s karakterističnim širim listovima više je nalik običnom jasenu, a rasprostranjena je u Moldaviji i istočnom dijelu Rumunjske.

Na osnovu filogenetske analize rod *Fraxinus* podjeljen je na šest sekcija (Wallander 2008): *Dipetalae* (Lingelsh.) E. Nikolaev; *Melioides* (Endl.) Lingelsh.; *Ornus* (Boehm.) DC; *Pauciflorae* (Lingelsh.) E. Wallander; *Sciadhanthus* (Coss. et Dur.) Lingelsh.; *Fraxinus*. Poljski jasen pripada sekciji *Fraxinus*.



Slika 1. Rasprostranjenost poljskog jasena (izvor: Fraxigen 2005)

Poljski jasen rasprostranjen je diljem istočne i južne Europe. Njegov areal proteže se od Španjolske i Portugala na zapadu, sjeverno prema Slovačkoj i južnoj Moravskoj, a i istočno prema Turskoj (mediteranskoj i crnomorskoj regiji), Siriji, Kavkazu, Iranu i južnoj Rusiji (slika 1). U središnjoj Europi, na području Panonskog bazena i Balkanskog poluotoka, obitava u priobalnim i poplavnim područjima. Te šumske ekosustave možemo naći uzduž najvećih rijeka i njihovih pritoka (Drava, Sava, Dunav, Morava, Tisa, Váh, Marica, Tundža, Yantra i Dnjestar) ili uz jezera i močvare (Balaton, Bugarsko jezero, Varna jezero). U mediteranskoj regiji (Španjolska, Francuska, Italija, Grčka, južna Turska), poljski jasen je rasprostranjen na sušim i nešto povišenijim terenima (500-2000 m n.v.), ali isto tako i na riječnim i močvarnim staništima. Mješovite sastojine poljskog i običnog jasena možemo naći na obalama velikih rijeka (Rumunjska i Moldavija), gdje je sjeme običnog jasena dospjelo riječnim strujama nizvodno (Fraxigen 2005).

Najveće komplekse poljskog jasena u Hrvatskoj nalazimo u srednjoj Posavini, u gospodarskim jedinicama: Josip Kozarac, Žabarski bok, Trstika, Zelenika, Grede-Kamare, Radinje, Međustrugovi, Ljeskovača, Prašnik, Podložje-Ključevi, Posavske šume, Žutica, Brezovica, Lonja, Popovačke nizinske šume i Kutinske nizinske šume (Anić 2001).

Mediterranske populacije su male, fragmentirane i raštrkane, a obitava i na sušim terenima, te na višim nadmorskim visinama (500-2000 m) (Bogdan i sur. 2007; Fraxigen 2005). U tom dijelu prirodno raste od Istre (uz rijeku Mirnu, okolica Pazina i Čepičko polje), preko Hrvatskog primorja (okolica Rijeke, Krk i Rab) te u Dalmaciji (Ravni kotari, uz rijeke Krku, Cetinu, Zrmanju, Imotsko polje, dolina Neretve) do Slanog kod Dubrovnika (Bogdan 2006; Fukarek 1954, 1987).

1.1.3. Morfološke značajke

Poljski jasen listopadno je stablo do 30 m visine. Kora mu je sivkastosmeđa, isprekidano uzdužno i pliće poprečno izbrazdana. Izbojci su tanki, maslinasti do žutosivi, goli, posuti jajastim lenticelama, manje spljošteni u nodijima. Na brojnim starijim grančicama nalaze se kratki izbojci gusto obrasli pupovima. Pupovi su nasuprotni ili koso nasuprotni, razlikuju se vršni i postrani. Vršni pup je veći od postranih, širi nego što je dugačak, stožast, tupog vrha, izvana pokriven s dva para nasuprotnih ljusaka. Postrani pupovi su jako otklonjeni od izbojka, stožasti do polukuglasti, tupog vrha, postrano bridasti, često su po dva pupa jedan iznad drugoga, od kojih je gornji veći, pokriveni jednim parom ljusaka. Ljuske pupova su smeđe i pustenaste (Idžojtić 2005).

Listovi su neparno perasto sastavljeni od 7-11 (-13) liski i 15-25 cm dugački. Liske su nasuprotne, duguljasto-kopljaste, 3,5-7,5 cm dugačke i 1-2 cm široke, na rubu razmaknute te krupno i oštro napiljene, pri osnovi klinaste, a pri vrhu dugačko ušiljene. Odozgo tamnozeleno, gole i sjajne, a odozdo svjetlozelene i gole te uz srednju žilu smečkasto dlakave. Postrane su liske sjedeće ili na kratkim peteljčicama. Ujesen prije otpadanja zlatnožute ili zagasito crvene (Idžojtić 2009).

Poljski jasen je andromonecična vrsta. Cvjetovi su dvospolni i jednospolni muški, anemofilni. Ocvijeća nema (ahlamidejski cvjetovi). Muški su građeni od dva prašnika, a mogu imati i rudimentarni tučak. Dvospolni imaju dva nasuprotna prašnika i tučak, koji sazrijeva prije prašnika (protoginija). Cvjetovi su skupljeni u postranim grozdastim cvatovima. Većina cvatova ima samo dvospolne cvjetove, dok neki cvatovi imaju većinom dvospolne, a u donjem dijelu i muške cvjetove s rudimentarnim tučkom. Neki cvatovi imaju samo muške cvjetove. Cvjetanje je prije listanja, u veljači i ožujku (Idžojtić 2013).

Plodovi su smeđi, spljošteni, izduženi, 3-5 cm dugački, do 8 mm široki i jednim krilcem okriljeni oraščići (perutke), ušiljena ili rjeđe tupoga vrha. Oraščić je duguljasto eliptičan, plosnat, uzdužno plitko izbrazdan, najčešće duži od polovice perutke. Krilce je plosnato, duguljasto, na vrhu suženo. Sjemenke su smeđe, elipsoidne, oko 1,5 cm dugačke i 5 mm široke, uzdužno naborane. Masa 1000 plodova je 60-80 g., a dozrijevaju u rujnu iste godine. Plodovi su anemohorni i hidrohorni. Zimi se na prošlogodišnjim izbojcima, u postranim grozdovima, zadržavaju plodovi ili samo stapke plodova (Idžojtić 2013).

1.1.4. Reproductivna biologija

Šumsko drveće razmnožava se na dva načina i to spolnim putem (pomoću sjemena) i nespolnim putem (pomoću izbojaka, izdanaka, položenica, reznica i dr.). Prednost spolnog razmnožavanja je što podupire rekombinaciju nasljednih osnova (gena) te samim time utječe na stvaranje novih formi, rasa i dr. Nespolno razmnožavanje ima isključivo ulogu čuvanja fenotipski i genotipski vrijednih jedinki, multipliciranja jednog favorit genotipa u neograničen broj kopija. Selekcija i daljnji uzgoj, bilo da se radi o spolnom ili nespolnom razmnožavanju, mora se zasnivati na dobrom poznavanju pravila nasljeđivanja svojstava, a ništa manje bitno je poznavati spolnost vrste s kojom se prolazi proces selekcije i oplemenjivanja (Jovančević 1973).

Kako što je već navedeno, poljski jasen je anemofilna vrsta. Početak cvjetanja poljskog jasena ovisi o geografskom području rasta, ali u pravilu uvijek cvjeta prije običnog jasena. Cvjetovi se razvijaju iz lateralnih pupova tijekom proljeća, 2-11 tjedna prije nego krene listanje na terminalnim pupovima. Razlika između cvjetanja i listanja daleko je izraženija u mediteranskim područjima, nego u srednjoj Europi. Dvospolni cvatovi u prosjeku imaju 15 cvjetova, dok srednja vrijednost dvospolnih + muških cvatova iznosi u prosjeku 17,3 cvjetova. Ukupan broj cvjetova u cvatu poljskog jasena uvijek je daleko manji, nego kod običnog jasena. Upravo zbog toga, veličina cvata između ove dvije vrste jedan je od najboljih razlikovnih pokazatelja. U mediteranskim zemljama, poput Španjolske i Grčke, cvjetanje poljskog jasena počinje u siječnju, a traje sve do početka ožujka. U Rumunjskoj i Slovačkoj cvjetanje traje između polovine ožujka i može se protegnuti do druge polovine mjeseca travnja (Fraxigen 2005).

Povremeno, a ovisno o jesenskim i zimskim temperaturama cvjetanje može početi i u jesen (najčešće pred kraj studenog, nakon što je lišće odbačeno). Ova pojava nije samo vezana i moguća u mediteranskim područjima, već čak i u srednjoj Europi. Ako se i cvjetanje dogodi u ovom periodu tada postoji visoka opasnost od smrzavanja cvjetova tijekom zime. Druga negativna pojava je što cvjetanje i plodonošenje nije povezano te se dogodi da sjeme strada od proljetnih mrazeva. S druge strane, ukoliko se gledano globalno s vremenom temperatura bude povećavala, upravo je poljski jasen ona vrsta čiji bi se areal mogao proširiti (Fraxigen 2005).

Listanje pokazuje slične trendove kao i cvjetanje, osim što kod listanja postoje manje razlike između geografskih područja. U mediteranskim zemljama počinje ranije listati, od sredine

ožujka do sredine svibnja, za razliku od zemalja srednje Europe u kojima listanje počinje kasnije i to od kraja ožujka pa sve do sredine svibnja. Početak listanja poljskog jasena karakterizira genetički uvjetovan varijabilitet, te ga shodno tome dijelimo na ranu i kasnu fenološku formu (Andrić i sur. 2016). Jesensko odbacivanje lišća u Rumunjskoj i Slovačkoj nastupa u listopadu i studenom, početkom studenog u Španjolskoj, u drugoj polovici studenog u Grčkoj. Vegetacijski period dulji je u mediteranskim zemljama, nego u zemljama srednje Europe. Poljski jasen usko je povezan s običnim jasenom i to do te mjere da je hibridizacija sasvim normalna na područjima gdje im se areali dodiruju ili preklapaju. Stoga je jedan od najvažnijih aspekata praćenja fenoloških pojava utvrditi na koji način dolazi ili može doći do križanja poljskog i običnog jasena. Obični jasen s cvjetanjem počinje nakon poljskog jasena, ali u nekim godinama kraj cvjetanja poljskog jasena se poklapa s početkom cvjetanja običnog jasena. Važno je napomenuti da se hibridno sjeme češće može pronaći na običnom jasenu nego na poljskom jasenu, iz razloga što su češća preklapanja ženskih cvjetova običnog jasena i otpuštanja peludi muških cvjetova poljskog jasena, nego između ženskih cvjetova poljskog jasena i otpuštanja peludi muških cvjetova običnog jasena (Fraxigen 2005).

1.1.5. Ekološke značajke

Poljski jasen svoju ekološku nišu pronalazi na priobalnim i periodično plavljenim terenima, bilo u čistim sastojinama, bilo u mješovitim sastojinama s drugim listačama iz rodova *Quercus*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Acer*, *Alnus*, *Populus*, *Salix*, *Platanus*, *Juglans*, *Tilia*, *Sorbus*, *Prunus*, *Pyrus*, *Malus*, *Corylus*, *Tamarix*, *Cornus*, *Crataegus*, *Ligustrum*, *Rhamnus*, *Viburnum*, *Sambucus* i *Rosa* (Fraxigen 2005).

1.1.5.1. Biološka obilježja

Ako pionirske vrste definiramo kao eurivalentne s obzirom na ekološke čimbenike presudne za njihovo uspijevanje i pomlađivanje, tada je poljski jasen pionirska vrsta iako ima i osobina prijelazne (intermedijarne) vrste (Anić 2001).

Plodonošenje poljskog jasena počinje između 20. i 30. godine (Matić i Prpić 1983). Sjeme je lagano, okriljeno pa se lako rasprostire vodom i vjetrom. U 1 kg ima od 10 000 do 21 000 sjemenki, prosječno 12 000, čija je klijavost u prosjeku 50-70 %. Apsolutna težina sjemena iznosi približno 80 g., a pripada skupini mikrobiotskog sjemena (Rohmeder 1972). Vitalitet održi maksimalno do tri godine, a u optimalnim uvjetima jednu do dvije godine. O dormantnosti sjemena mišljenja su različita. No svakako kao krajnji zaključak može se reći da sjeme poljskog jasena u velikom postotku klije odmah iste godine, bez ležanja, dok nekolicina sjemena klija naredne godine.

Cvjetanje se odvija prije listanja i to u razdoblju od veljače do svibnja. Plod dozrijeva od druge polovice kolovoza do rujna, a otpada tijekom zime do početka proljeća (Regent 1980).

Korijenski sustav odlikuje se jakim bočnim korijenjem koje se širi zrakasto iz žilišta i zadržava u površinskom sloju tla. Iz bočnog korijenja izbija mnoštvo krupnijeg ponirućeg korijenja čiji je smjer pretežito okomit. Poniruće korijenje prodire u tlo do približno 1,3 m dubine, dok pojedinačno prodire i dublje od 1,5 m (Prpić 1969).

Poljski jasen za razliku od ostalih fitocenoza poplavnih područja odbacuje relativno malu količinu listinca i grančica na tlo. Utvrđeno je da šuma poljskog jasena s kasnim drijemovcem na području Spačve tlu vrati oko 3080 kg/ha, dok ta ista zajednica na području Lipovljana vrati 4379 kg/ha (Rauš 1974, 1975).

1.1.5.2. Ekološki zahtjevi

Poljski jasen u mladosti je hemiheliofit, dok sa starošću postaje izraziti heliofit. Potrebe za svjetlom rastu usporedno s dobi biljke, tako da je već iza desete godine izrazita vrsta svjetla (Prpić 1971). Ako se fokus stavi na vodni režim, tada se jasenu slobodno dodaje epitet eurivalentne vrste. Uspijeva u rasponu od barskih staništa, gdje tvori tzv. barsku granicu šume prema močvari, do svježih mikrouzvisina (greda).

Tijekom vegetacijskog razdoblja istranspirira i do 700 mm vode. Relativno dobro podnosi sušu zbog intenzivne korjenske mreže. Nepovoljne barske uvjete savladava spuštanjem korijenja u dublje horizonte tla koji su pod utjecajem podzemnih voda i koji nemaju nagomilanog ugljikovog (IV) oksida kao u površinskoj, barskoj vodi. U barskim staništima uspijevaju one vrste šumskog drveća čiji korijenov sustav funkcionira u fiziološkom smislu i onda kada kisik u rizosferi padne na minimum, a količina ugljikovog (IV) oksida u tlu naraste do toksičnih vrijednosti (Prpić 1971; Prpić i sur. 1994). Uz poljski jasen, navedene karakteristike ima i crna joha.

1.1.5.3. Tlo i klima

Poljski jasen dobro uspijeva na vlažnim i glinastim tlima, tanjurastim terenima, te na dobro dreniranim uzvisinama (gredama). Najbolje uspijeva na bogatim tlima nižih nadmorskih visina gdje dobro podnosi povremena plavljenja. Preferira prozračna ili samo umjereno zbijena pjeskovito glinena tla. Također dobro uspijeva na ilovastim, pjeskovito ilovastim i pjeskovito ilovasto glinastim tlima s pH vrijednostima između 5,0-8,0 (uobičajeno 6,0-8,0). Optimalna dubina za rast i razvoj korijenskog sustava je od 40 do 100 cm, s volumenom tla od 0,45 do 0,9 m³/m². Poljski jasen zahtjeva umjerenu klimu s prosječnim godišnjim padalinama od 400 do 800 mm. Takvi uvjeti osiguravaju vegetacijsku sezonu u trajanju od 6 do 7 mjeseci. Poljski jasen spada u vrste koje za svoj rast i razvoj zahtjevaju od 60-100 % direktnog sunčevog zračenja (Fraxigen 2005).

1.1.5.4. Šumsko uzgojne značajke

Od tvrdih listača poljski jasen u mladosti raste dosta brzo, dok mu se rast i prirast oko 50 (60) godine značajno usporava. Srednji godišnji prirast iznosi otprilike 12-15 m³ ha⁻¹ u prirodnim sastojinama, dok u dobro gospodarenim kulturama taj prirast iznosi 20-25 m³ ha⁻¹. Preporučena ophodnja u Europi je oko 40-60 godina gdje prsni promjer iznosi od 40-60 cm. Ophodnja za sortimente većih dimenzija varira ovisno o državama koje gospodare s prirodnim

sastojinama poljskog jasena. U srednjoj Europi ophodnja se kreće od 60-80 godina (Fraxigen 2005).

Struktura jasenovih sastojina primarno ovisi o prilikama staništa. Prema stupnju vlage i florističkom sastavu razlikujemo sastojine poljskog jasena u inicijalnoj, optimalnoj i terminalnoj fazi (Glavač 1959).

U inicijalnoj fazi isključivo se radi o čistim jasenovima u čijoj ekološkoj niši djeluju barski uvjeti. Fenotipske karakteristike biljaka inicijalne faze su sljedeće: žilišta su vrlo široka, deblovina iskrivljena, najčešće u donjem dijelu uslijed leda savijena, sklop nepotpun, a vrijednost visina mala. Optimalna faza ima karakteristike znatno manje vlažnosti staništa, za razliku od obilježja staništa inicijalne faze. Po flornom sastavu radi se o mješovitim sastojinama poljskog jasena i hrasta lužnjaka (nekad i nizinskog brijesta). Fenotipske karakteristike biljaka optimalne faze su sljedeće: debla su pravija, visinske vrijednosti znatno veće, žilišta stabala su još uvijek dosta izražena. Terminalna faza sastojina odlikuje se još većom heterogenošću flornog sastava u sloju drveća i grmlja. Uz poljski jasen tu raste i hrast lužnjak u dominantnoj etaži s pratećim običnim grabom u podstojnoj etaži. Stanište je suho i ocjedito (grede). Fenotipske karakteristike biljaka optimalne faze su sljedeće: stabla su ljepšeg izgleda, pravilnija i znatno višlja u odnosu na stabla iz prethodne dvije faze (Anić 2001).

Prvi uzgojni oblici poplavnih šuma bili su niski i srednji. Postupno se, i to posebice u poplavnim šumama tvrde bjelogorice, na povišenim staništima uvodio visoki uzgojni oblik (Klimo i Hager 2001).

Sastojine inicijalne faze razvoja treba prepustiti prirodnom razvoju odnosno progresivnim sindinamskim procesima prema optimalnoj fazi. U tim se sastojinama ponik poljskog jasena pojavljuje, no zbog prevelike količine vlage isti se teško zadržava do stadija pomlatka. Svjetla u sastojini ima dovoljno za pojavu ponika. Postupno otvaranje sklopa na malim površinama omogućilo bi povoljnije prilike na pomladnoj površini za održanje ponika, a istodobno bi otežalo zakorovljenje i zamočvarenje. Eventualnim naplođnim sijekom trebao bi se ostvariti porast intenziteta osvjetljenja do približno 15 %. Za potpun uspjeh pomlađivanja neophodno bi bilo popunjavati pomladne površine sadnicama (Anić 2001).

Pomlađivanje sastojina optimalne faze provodi se na dva načina (Anić 2001):

1. pomlađivanje pod zastorom krošanja starih stabala;
2. pomlađivanje s rubova posječene površine.

Metodom pomlađivanja pod zastorom krošanja starih stabala pomlađivanje se ostvaruje sjemenom koje na pomladnu površinu dospije s krošanja matičnih stabala. Matična se stabla s pomladne površine otklanjaju u dva sijeka (naplodni i dovršni), u iznimnim slučajevima kada to situacija na terenu zahtjeva provodi se i jedan naknadni između ova dva prethodno spomenuta.

Metoda pomlađivanja s rubova posječene površine svodi se na primjenu modificirane sječe na preskok u obliku pruga. Pruge su širine jedne do dvije prosječne visine dominantnih stabala (30 do 50 m). Često se na posjećenoj površini ostavljaju pričuvci (sjemenjaci), zbog eventualne dodatne naplodnje pomladne površine. Teoretski, specijalno pomladno razdoblje iznosi 5 do 10 godina. Sječa preostalih pruga obavlja se kada uspije pomlađivanje na posječenim prugama.

Istraživanja prirodnog i umjetnog pomlađivanja jasenika terminalne faze pokazala su kako se uspješno obavljaju pod zastorom krošanja starih stabala oplodnim sječama u dva sjeka (Anić 1997). Potreba za pripremnim sjekom ovisi o stanju pomladne površine odnosno građi podstojne etaže. S obzirom na stanišne prilike, u ovim je sastojinama potrebno obaviti djelomičnu zamjenu vrsta (rekonstrukciju sastojine), a koja se obavlja na način da se umjetnim putem unose veće količine žira ili sadnica hrasta lužnjaka.

Ako govorimo o kulturama poljskog jasena tada je broj potrebnih biljaka po hektaru oko 5000 (1 m × 2 m) ako se radi o jednogodišnjim sadnicama. Ako se radi o sadnicama starosti 2-3 godine tada je razmak sadnje 2 m × 2 m ili 3 m × 3 m (Fraxigen 2005).

1.1.6. Šumske zajednice i staništa u jugoistočnom dijelu srednje Europe

Šuma poljskog jasena s kasnim drijemovcem (*Leucojo-Fraxinetum angustifoliae* Glavač 1959)

Ova je zajednica svoj areal uglavnom pronašla u zoni poplavnih voda u slivovima rijeka Lonje, Kupe, Save i njezinih lijevih pritoka. Najljepše sastojine nalaze se u parku prirode Lonjsko polje, u lipovljanskom području i u okolici Jasenovca. Uspijevanje sastojina poljskog jasena s kasnim drijemovcem u najvećoj mjeri ovisi o mikroreljefu.

Ovdje se radi o većim udubljenjima odnosno depresijama (tanjurima) u kojima vladaju skoro pa barski uvjeti. Jasen u svojoj inicijalnoj fazi ovdje tvori granicu šumske vegetacije. Voda se znatno duže zadržava nakon poplava. Karakteristika tanjura je da mogu biti otvoreni i zatvoreni o čemu uvelike ovisi duljina zadržavanja poplavne i oborinske vode. U otvorenim tanjurima voda se prelijeva do određene granice u niže terene, dok kod zatvorenih ona nestaje polaganom perkolacijom kroz tlo te isparavanjem. Za vrijeme zimskih mjeseci kada je poplavna voda prisutna stvara se debeli sloj leda koji kasnije nakon povlačenja vode pritišće stabalca, te nastaju trajne deformacije. Kako sastojina napreduje prema klimaksu deformacije su sve manje, skoro da ih nema. Florni sastav se sastoji od sljedećih drvenih vrsta: *Fraxinus angustifolia*, *Alnus glutinosa*, *Ulmus laevis*, *Ulmus minor*, *Quercus robur*. U sloju grmlja: *Frangula alnus*, *Salix cinerea*, *Acer campestre*, *Acer tataricum*, *Crataegus laevigata*, *Euonymus europaeus*, *Pyrus pyraeaster*, *Genista tinctoria* ssp. *elata*. U sloju prizemnog rašća nalaze se: *Euphorbia palustris*, *Galium palustre*, *Glechoma hederacea*, *Iris pseudacorus*, *Juncus effusus*, *Leucojum aestivum*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Peucedanum palustre*, *Urtica dioica* itd. (Vukelić 2012).

Šuma poljskog jasena sa sremzom (*Pruno-Fraxinetum* Oberdorfer 1953)

Zajednica je osim kod nas rasprostranjena u srednjoj i sjevernoj Europi. U Podravini kod Đurđevca zauzima više od 1000 ha u šumskim predjelima Preložnički berek, Kupinje, Crni jarci i Limbuš. Male površine zajednice nađene su i na drugi mjestima, kao npr. u okolici Varaždina, Čakovca i Kotoribe. Za uspijevanje te zajednice u Podravini glavnu ulogu imaju edafski i hidrološki uvjeti. U neposrednoj blizini Đurđevačkih pesaka, u reljefnim depresijama, koje su izvan dohvata riječne poplavne vode, razina podzemne vode je veoma visoka. Osim samoga reljefa tomu pridonosi velika propusnost susjednih pjeskovitih površina kroz koje se oborinska voda brzo ocijeduje. Minimalni godišnji podzemni vodostaj nalazi se

na 1,0-1,3 m dubine. Tijekom godine ona u ovisnosti o količini oborina koleba, pa u najvlažnijim razdobljima doseže i samu površinu. Na zasmeđeno-glejnom tlu u Podravini razvijene su najljepše sastojine ove asocijacije u Europi.

Sloj drveća pokriva 70-100 % površine. U njemu posve prevladava crna joha. U pojedinim sastojinama jače je primješšan poljski jasen, koji dolazi uz hrast lužnjak. U podstojnom sloju nalaze se klen i grab, osobito na sušim povišenim dijelovima.

Sloj grmlja pokriva prosječno 60 % površine. U njemu dolazi vrlo obilno plava kupina, koja katkad čini sastojine gotovo neprohodnima. Tu rastu glogovi, lijeska, sremza, obična kurika, crna bazga, crvena hudika itd. U sloju prizemnog rašća, koji pokriva 70-100 % površine, vrlo veliku pokrovnost ima *Poa trivialis* u proljetnome, a *Polygonum hydropiper* u jesenskom aspektu. Te su vrste dosta raširene zbog naglih promjena u vodnom režimu prije više desetaka godina. Uz njih uspijeva još velik broj mezofilnih i higrofilnih vrsta (Vukelić 2012).

Šuma veza i poljskog jasena (*Fraxino-Ulmetum leavis* Slav. 1952)

Vez i poljski jasen kohabitiraju skupa na najuzvišenijim terenima poplavnih područja duž velikih riječnih tokova. Najveću zastupljenost ove asocijacije nalazimo uz korito rijeke Dunav, a u nešto manjoj mjeri uz Dravu i Savu. Sva navedena područja karakterizira povremeno sezonsko plavljenje.

Tla na kojima zajednica uspijeva su aluvijalni nanosi pijeska na euglej-hipoglej tipu tla, gdje dubina pedološkog supstrata iznosi od 100 do 130 cm. Prema Slavnić (1952) asocijacija obrađuje prvi pojas tvrdih bjelogoričnih šuma naslanjajući se na sastojine topola. Za razliku od sastojina vrba i topola, ova asocijacija raste na starijim aluvijalnim tlima nešto izdignutijih terena. Sastav vrsta drveća čine hrast lužnjak, poljski jasen i vez dok su ostale vrste šumskog drveća karakteristične za plavljena područja i prisutne su u manje značajnom broju. Od vrsta grmlja tu dolaze *Cornus sanguinea*, *Viburnum opulus*, *Acer tataricum*, *Crataegus pentagyna* kao, i drveće poput *Fraxinus americana* i *Acer negundo*.

U istraživanjima Vukelić i Baričević (2004) istaknuto je postojanje dva tipa ove asocijacije s obzirom na vlažnost pedološkog supstrata, i to suši i vlažniji tip. Prvi tip zajednice vezan je za gornji i srednji tok rijeke Drave, a karakteristične vrste su *Prunus padus*, *Lonicera caprifolium*, *Aegopodium podagraria*, *Lamium orvala*, *Pulmonaria officinalis*, *Allium ursinum*, *Brachypodium sylvaticum* i druge. Drugi tip zajednice vezan je većim dijelom za

Dunav, a manjim za Savu i karakteriziraju ga sljedeće vrste: *Morus alba*, *Polygonum hydropiper*, *Oxalis stricta*, *Lysimachia nummularia*, *Leucoium aestivum* i druge.

Važno je istaknuti da ova zajednica predstavlja terminalnu fazu razvoja šumske vegetacije poplavnih područja po istom principu kako je u nizinskim područjima predstavnik terminalne faze zajednica *Carpino betuli-Quercetum roboris* (Madera i sur. 2008).

Šuma hrasta lužnjaka sa velikom žutilovkom (*Genista elatae-Quercetum roboris* Horvat 1938)

Prirodna staništa hrasta lužnjaka u Hrvatskoj nalaze se približno na 200 000 ha u dolinama velikih rijeka kao što su Sava, Drava, Kupa i Dunav. U tim se područjima ističu veliki šumski kompleksi, npr. spačvanski, pokupski, česmanski bazen, lipovljanske šume, šuma Žutica, Repaš, našičke i donjomiholjačke, te slatinske šume. Tereni na kojima raste nekoliko su metara iznad normalnog vodostaja rijeka. S obzirom na mikroreljef to su mikroudubine ili nize.

Poplave su periodične i kratkotrajne, ali opet dužeg trajanja nego u šumi hrasta lužnjaka i običnog graba. Većina vrsta koje rastu u šumi hrasta lužnjaka s velikom žutilovkom upućuju na vlažna, mokra i povremeno plavljena staništa. Vrste koje vode krajnostima, odnosno suhim ili potpuno močvarnim terenima izostaju. U sloju drveća dominira hrast lužnjak, no znatan udio u sastavu (ponegdje i do 40 %) zauzimaju poljski jasen, crna joha, nizinski brijest, vez, crna i bijela topola, te mjestimice i voćkarice. Ova asocijacija je klasičan primjer nužnog održavanja mješovite strukture kako bi se održala vitalnost stabala, biološka raznolikost i produktivnost. U sloju grmlja nalaze se sljedeće vrste: *Genista elata*, *Crataegus oxyacantha*, *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Pyrus pyraster*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus*, *Rubus caesius*, *Rubus fruticosus*, *Rosa sp.* i druge vrste. Sloj prizemnog rašća ima pokrovnost 80 do 100 %, te je naročito bujan u proljeće nakon poplava, a čine je vrste: *Carex remota*, *Carex strigosa*, *Valeriana dioica*, *Lycopus europeus*, *Solanum dulcamara*, *Glechoma hederacea*, *Poa trivialis*, *Polygonum hidropiper*, *Iris pseudacorus*, *Circea lutetiana* i dr. (Vukelić 2012).

1.2. KLONSKE SJEMENSKE PLANTAŽE

Klonska sjemenska plantaža umjetno je podignut nasad superiornih genotipova, osnovan od strogo izabranih jedinki (plus stabala) visoke kvalitativne (fenotipske) vrijednosti, čija su svojstva cijepljenjem prenesena iz šumskih ekosustava i fiksirana u sklopu same plantaže. Plus stabla su ona stabla koja su u nekoj sastojini fenotipski superiorna za promatrana svojstva u odnosu na ostala stabla iste vrste i približno jednake dobi. S obzirom na fiksiranje izabranog genotipa putem heterovegetativnog razmnožavanja plantaža nosi naziv klonska sjemenska plantaža. Starost matičnih stabala za podizanje klonske plantaže treba biti takva da su u punoj fiziološkoj snazi i plodonošenju. Klonska sjemenska plantaža osniva se unutar areala vrste, ali opet izolirana/izdvojena od najbližih prirodnih sastojina iste vrste minimalno 1 km kako ne bi došlo do negativne polinacije, odnosno onečišćenja pomno formiranog genofonda s vanjskim izvorom. Pravilan odabir lokacije vrlo je važan preduvjet za proizvodnju sjemena (Ballian i Kajba 2011).

Sjemenska plantaža predstavlja kulturu genetski superiornih stabala, koja je izolirana ili tako uređena da se izbjegnu ili znatno smanje mogućnosti oprašivanja iz vanjskih izvora od genetski inferiornih stabala i koja se pomotehničkim zahvatima intenzivno uređuje sa svrhom učestale i obilne cvatnje i plodonošenja. Fenotipski najbolja stabla tzv. plus stabla u plantaži se međusobno oprašuju i oplođuju, ostvarujući na taj način genetsku dobit od 10 % i više (Vidaković 1963, 1996; Vidaković i sur. 2000), te predstavljaju kategoriju „kvalificiranog“ šumskog reprodukcijuskog materijala. Daljnje poboljšanje genetske kvalitete sjemena i biljaka moguće je na osnovi selekcije po genotipu kroz testove potomstva (Ballian i Kajba 2011), a takav šumski reprodukcijuski materijal predstavlja kategoriju „testiran“. Na osnovi testiranja potomstva iz plantaže se eliminiraju klonovi (majčinska plus stabla) koji daju ispodprosječna potomstva. Tako možemo ostvariti dodatnu genetsku dobit (ΔG) koja može iznositi od 15 do 30 %.

Vrlo bitno je da se pri podizanju plantaže uporabe klonovi koji imaju ujednačenu fenologiju cvjetanja. Raspored sadnje određen je time da li je vrsta jednodomna ili dvodomna, je li sklona samooplodnji, o pojavi muških, odnosno ženskih cvjetova te o njihovu omjeru, ako se radi o dvodomnim vrstama ili o poligamnom rasporedu spolova.

Plodonošenje šumskog drveća pod izravnom je vezom više čimbenika koji djeluju sinergijski. Pod biološkim čimbenicima tu podrazumijevamo vrstu drveća, starost jedinke te periodicitet

uroda. Od vanjskih čimbenika to su klima i tlo, dok su socijalni uvjeti, odnosno gustoća sastojine i klasa stabala također bitni za urod.

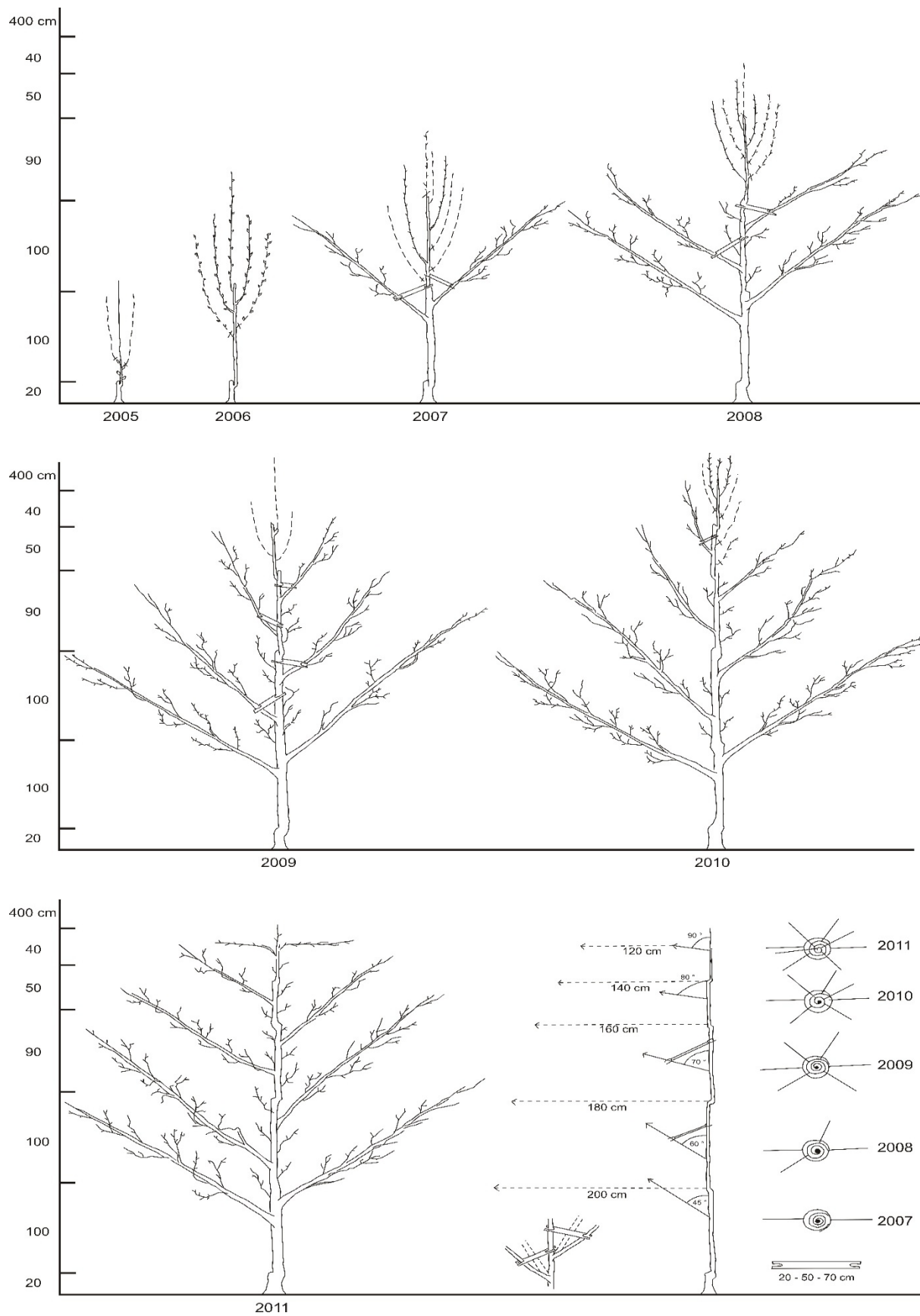
S obzirom na porijeklo i raznovrsnost genotipova od kojih je plantaža sastavljena klonske skemenske plantaže dijelimo na (Ballian i Kajba 2011):

- međuvrsne;
- međuprovenijenične;
- unutarprovenijenične;
- biklonske i
- monoklonske.

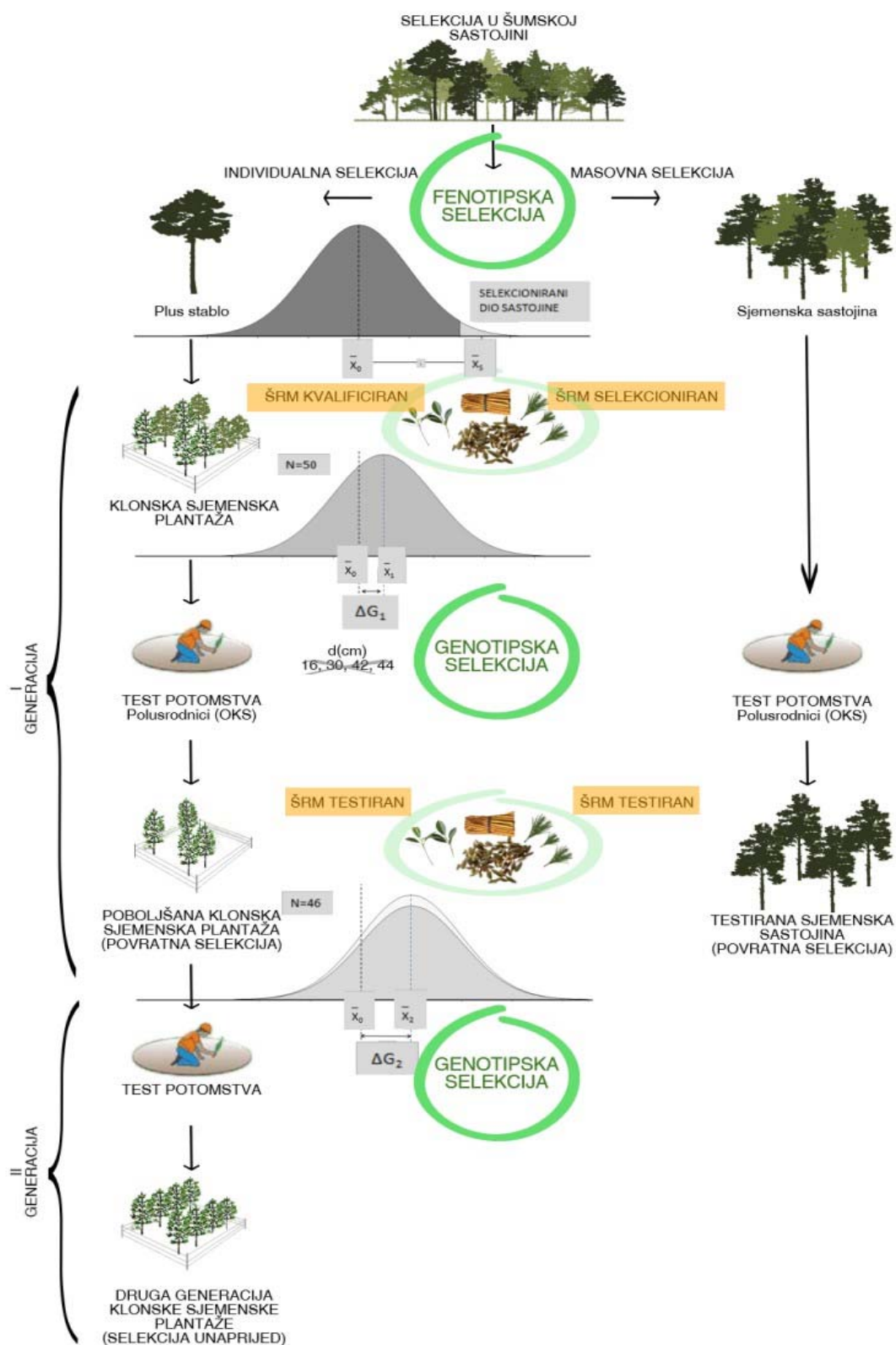
Osnovna svrha i primarni cilj klonskih sjemenskih plantaža je proizvodnja visoko kvalificinarog šumskog reprodukcijskog materijala uz što niže moguće troškove (slika 3). Pored ovog glavnog cilja, s promjenama klimatskih prilika, s pojavom novih sojeva patogenih štetnika, s promjenama zakona o sredstvima za kontrolu šteta i brojnog stanja entomofaga ili glodavaca, klonske plantaže poprimaju sve veći značaj i pronalaze svoje mjesto i svrhu u znanstvenim pokusima.

Održavanje ravnoteže između vegetativne i generativne aktivnosti primjenjena je kod cijepova poljskog jasena u klonskim sjemenskim plantažama. Rezidbom na formiranje oblikuje se uzgojni oblik, dok se rezidbom na rodnošću održava povoljna ravnoteža između rasta i rodnošću. Rezidba na formiranje uzgojnog oblika započela je odmah nakon sadnje i imala je za cilj da u tijeku slijedećih sedam do osam godina dobije željeni oblik krošnje s dobro raspoređenim osnovnim (skeletnim) granama (Kajba i sur. 2007, 2008).

Poznavanje morfologije rodnošću od važnosti je za svaku pojedinu vrstu pa se tako kod jasena cvjetovi pojavljuju u metličastim cvatovima. U uzgojnom obliku potrebno je osigurati čvrsti kostur i dobro osvjetljenje krošnje, a kod jasena se primjenjuje uzgojni oblik vretenaste piramide (slika 2). Razmak sadnje 4×4 m. Ukupna visina uzgojnog oblika je 4,00 m i sadrži ukupno pet etaža (visina debla i kut grananja iznosi po etažama: 1,20 m/45°, 1,00 m/60°, 0,90 m/70°, 0,50 m/80°, 0,40 m/90°) (Kajba i sur. 2007).



Slika 2. Uzgojni oblik poljskog jasena u klonskim sjemenskim plantažama (Kajba i sur. 2007)



Slika 3. Shematski prikaz slijeda individualne i masovne selekcije (Pintar 2017)

1.3. ŠUMSKI REPRODUKCIJSKI MATERIJAL

Šumski reprodukcijski materijal obuhvaća sjemenski materijal, biljne dijelove i sadni materijal šumskih svojti i križanaca čija je namjena upotreba u šumarstvu i znanstvenoistraživačkom radu u šumarstvu.

Zakonom o šumskom reprodukcijskom materijalu uređuje se proizvodnja, stavljanje na tržište i uvoz šumskog reprodukcijskog materijala, proizvodnja i uvoz božićnih drvaca, uvjeti koje moraju zadovoljavati dobavljači šumskoga reprodukcijskog materijala i dobavljači božićnih drvaca u postupku upisa u Upisnike. Uređuje se postupak upisa šumskog sjemenskog objekta u Registar šumskih sjemenskih objekata, uspostava i korištenje rezervi sjemenskog materijala, genetska i sjemenska banka svojti šumskog drveća, osnivanje povjerenstva za šumski reprodukcijski materijal, prikupljanje, upotreba i razmjena podataka i informacija, troškove vezane uz provedbu mjera propisanih ovim Zakonom, tijela nadležna za provedbu ovoga Zakona, te nadzor nad njegovom provedbom (NN 14/14, 56/13, 61/11, 75/09).

Ovim se Zakonom u pravni sustav Republike Hrvatske prenosi Direktiva 1999/105/EZ Vijeća Europske unije od 22. prosinca 1999. godine o stavljanju na tržište šumskog reprodukcijskog materijala (NN 14/14, 56/13, 61/11, 75/09).

Cilj je ovoga Zakona osigurati proizvodnju, stavljanje na tržište i uvoz kvalitetnog i staništu prilagođenog šumskog reprodukcijskog materijala, koji omogućava održivo i optimalno gospodarenje šumskim ekosustavima i njihovo obnavljanje u skladu s načelima zaštite šumskih genetskih izvora (NN 14/14, 56/13, 61/11, 75/09).

Razdjelba šuma poljskog jasena u Republici Hrvatskoj dijeli se na sjemenske jedinice kako slijedi (tablica 1, slika 4):

1. Oblast nizinskih šuma

1.1. Sjemenska zona nizinskih šuma Podravine i Podunavlja

1.1.1. Sjemenska regija Podunavlja

1.1.2. Sjemenska regija srednje i gornje Podravine

1.2. Sjemenska zona nizinskih šuma Posavine, srednje Hrvatske i Pokuplja

1.2.1. Sjemenska regija donje Posavine

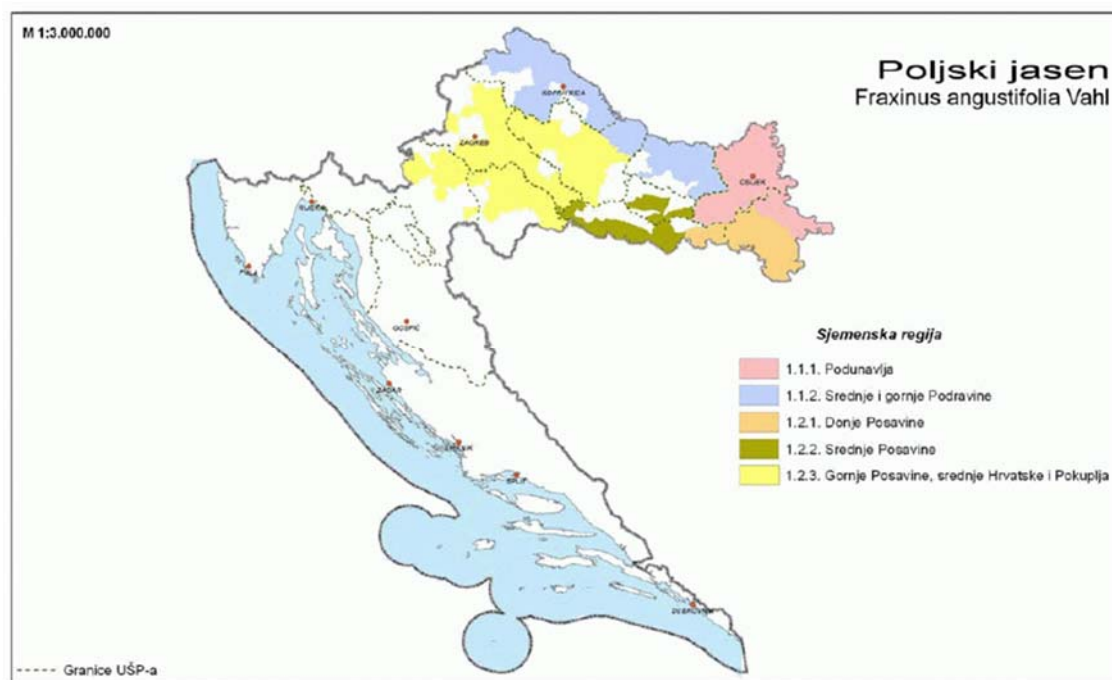
1.2.2. Sjemenska regija srednje Posavine

1.2.3. Sjemenska regija gornje Posavine, srednje Hrvatske i Pokuplja

Tablica 1. Razdjelba sjemenskih jedinica poljskog jasena u Hrvatskoj (izvor: NN)

SJEMENSKE JEDINICE POLJSKI JASEN (*Fraxinus angustifolia* Vahl)

Sjemenska oblast	Sjemenska zona	Sjemenska regija	Meteorološka postaja (n/m)	Klimatski podaci							Ekološki podaci	
				Temperatura °C			Oborine (mm)		Sred. Datumi nastupa temp. Praga 5° (1971-2000)		Geološka podloga	Prevladajući tip tla
				T. prosj.	T. min.	T. max.	Ukupno	U veg. razdoblju	Ulazni dio	Silazni dio		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. Nizinskih šuma (80 - 200 m n. v.)	1.1. Podravine i Podunavlja (80 - 200 m n. v.)	1.1.1. Podunavlja	Brestovac - Belje (91)	10,8	-0,3	21	572,8	350,6	4,3	15,11	Holocen, Aluvij	Euglej, Fluvisol, Humifluvisol
		1.1.2. Srednje i gornje Podravine	Virovitica (118)	10,2	0	20,7	795,8	437,7	0,3	12,11	Holocen, ilovine i gline	Euglej, Humifluvisol
	1.2. Posavine, srednje Hrvatske i Pokuplja (80 - 200 m n. v.)	1.2.1. Donje Posavine	Gradšće (97)	11,2	0,3	21,1	668,2	300,6	1,3	20,11	Holocen, ilovine i gline	Euglej, Humifluvisol
		1.2.2. Srednje Posavine	Slavonski Brod (88)	10,7	-0,2	21	748,1	426,3	4,3	16,11	Holocenske i pleistocenske ilovine i gline	Euglej, Humifluvisol
		1.2.3. Gornje Posavine, srednje Hrvatske i Pokuplja	Sisak (98)	10,9	0,5	21,2	874,6	489,7	2,3	17,11	Holocenske i pleistocenske ilovine i gline	Euglej, Humifluvisol



Slika 4. Karta sjemenske razdjelbe šuma poljskog jasena u Hrvatskoj (izvor: NN)

Na temelju Zakona o šumskom reprodukcijskom materijalu, reprodukcijski se materijal razvrstava u četiri kategorije:

- a) poznato podrijetlo; sjemenski je materijal – biljni dijelovi i sadni materijal šumskog drveća – podrijetlom iz šumskih sastojina unutar određenog područja provenijencije;
- b) selekcioniran; sjemenski materijal – biljni dijelovi i sadni materijal šumskog drveća – podrijetlom je iz sjemenskih sastojina unutar određenog područja provenijencije koja se fenotipski razlikuje od populacije druge provenijencije;
- c) kvalificiran; sjemenski materijal – biljni dijelovi i sadni materijal šumskog drveća procijenjen je na osnovi fenotipskih karakteristika roditelja, koji su podrijetlom iz klonskih ili generativnih plantaža, familija polusrodnika ili punih srodnika, klonova ili klonskih smjesa;
- d) testiran; sjemenski materijal – biljni dijelovi i sadni materijal šumskog drveća – podrijetlom je s klonskih ili generativnih plantaža, koje svoju superiornost pokazuje na osnovi komparativnih testiranja ili genetske provjere roditeljskih stabala u testovima potomstva.

Smjernice za korištenje šumskog reprodukcijskog materijala poljskog jasena: „Korištenje šumskog reprodukcijskog materijala dozvoljeno je unutar jedne sjemenske zone, a u slučaju višegodišnjeg izostanka uroda unutar sjemenske zone iznimno je, uz suglasnost Službenog tijela, dozvoljeno njegovo korištenje unutar sjemenske oblasti“ (NN 115/14).

1.4. GENETIČKA VARIJABILNOST

Genetička varijabilnost predstavlja razlike između jedinki unutar iste vrste na nivou genoma, te ima svoj promjenjivi tijek kroz vremensko razdoblje. Važnost genetičke varijabilnosti najviše dolazi do izražaja kod procesa prirodne selekcije. Smatra se da se genetička varijabilnost formira po principu slučajnosti, dok to kod prirodne selekcija nije slučaj. Prirodna selekcija predstavlja interakciju između genetičke konstitucije jedinki s jedne strane, te okolišnih uvjeta u kojima ista jedinka egzistira. Okolišni uvjeti su ti čimbenici koji određene genetičke obrasce (jedinke) više favoriziraju od nekih drugih, a nastanjuju isti prostor. S obzirom na promjenjive okolišne uvjete one jedinke/populacije koje se odlikuju većom genetičkom varijabilnošću bit će stabilnije i adaptacijski superiornije u odnosu na one čije je genetičko naslijeđe „siromašnije“. Osnova oblikovanja genetičke varijabilnosti ogleda se kroz mutacije, protok gena, te spolno razmnožavanje.

Šuma je kompleksni ekosustav koji pokriva 30 % ukupne Zemljine površine pri čemu osigurava stanište mnogim kopnenim organizmima. Šume su od vitalnog značaja za egzistenciju ljudske populacije kao i za ekonomski i društveni razvoj, izvor su hrane, sirovina i obnovljive energije. U šumskim ekosustavima uskladišteno je više ugljika nego li u cijeloj atmosferi. Uz sveprisutne studije o tendenciji klimatskih promjena šumski ekosustavi igraju važnu ulogu amortizacije ugljika iz atmosfere (<http://www.fao.org>).

Genetička raznolikost predstavlja temeljnu osnovu za rast i razvoj šumskih vrsta drveća kako sada tako i u bliskoj, odnosno daljnjoj budućnosti. Upravo genetička raznolikost omogućila je šumama i šumskom drveću adaptaciju na fluktuacijske trendove klimatskih uvjeta kroz protekla tisućljeća, a kao rezultat toga je jedinstvena baza genetskih izvora. Usprkos svim znanstvenim dostignućima i dosadašnjim istraživanjima velika većina saznanja o genetičkoj konstituciji šumskih vrsta drveća još je nedovoljno poznata. Procjenjuje se da na Zemlji egzistira između 80 000 i 100 000 različitih vrsta šumskog drveća dok je samo oko 500 vrsta istraživano u smislu sadašnjih i budućih potencijala. Osnovni razlog malog broja istraživanih vrsta je isključivo selekcijski kriterij odabira i to za vrste koje su nam od interesa, a kriteriji su gospodarske i ekonomske prirode.

U kontekstu globalne promjene klime, važno je poznavati strukturu genetičke raznolikosti, posebice s obzirom na tzv. adaptivna svojstva kao što su rast, preživljavanje i fenologija listanja (Ballian i sur. 2015; Ivanković i sur. 2011). Adaptivna svojstva koja se ogledaju kroz fenotipske osobine evoluirala su kroz lokalne prilagodbe, te se prenose s generacije na

generaciju s osnovnom svrhom opstanka vrste ili povećanja životne sposobnosti (Kremer i sur. 2012). (Hänninen 1990) ističe dvije vrste adaptacije: adaptaciju preživljavanja, koja podrazumijeva sposobnost jedinke da preživi izmijenjene okolišne uvjete i adaptaciju kapaciteta, koja podrazumijeva sposobnost jedinke da učinkovito iskoristi sve raspoložive resurse u svom okolišu.

Bolje poznavanje genetičke konstitucije šumskih vrsta drveća u svjetlu globalnih klimatskih promjena donosi nam sljedeća promišljanja (<http://dialogues.cgiar.org>):

- Nema svrhe promatrati izolirano šumski ekosustav bez promatranja razine šumskog drveća;
- Gubitak šuma i genetička erozija šumskog drveća idu „ruku pod ruku“. Globalnim gubitkom šuma i šumskih površina na godišnjoj razini taj gubitak iznosi 0,37 % genetičke raznolikosti;
- Drveće je izvor hrane, obnovljivih izvora energije, izvora prihoda. U sklopu FAO programa *The State of the Worlds Forest Genetic Resources* 86 zemalja iznijelo je informacije o upotrebljivosti gospodarski važnih vrsta šumskog drveća pri čemu je na prvom mjestu tehničko drvo (42 %), zatim nedrvni ili sporedni šumski proizvodi (41 %) i obnovljiva energija - biomasa (19 %) (<http://www.fao.org>).
- Sve vrste imaju svoju ishodišnu točku nastanka i te točke predstavljaju vrijedne baze genetičkih izvora. Središnja Azija središte je postanka i diverziteta mnogim voćkaricama koje su u širokoj primjeni diljem svijeta.
- Genetička raznolikost povećava adaptacijske sposobnosti vrsta u izmjenjenim okolišnim uvjetima. Nagle okolišne promjene poput suše u kojima neka populacija egzistira može prirodnom selekcijom izgubiti 90 % jedinki, no preostalih 10 % daljnjim razmnožavanjem stvara novu generaciju značajno tolerantniju na sušu.
- DNK analize mogu spriječiti ili umanjiti ilegalnu sječū šuma. Procjenjuje se da se ilegalnim sječama na području Amazone, središnje Afrike, južne Azije i Rusije eksploatira više od 50 % drvne mase. Ukupna šteta procjenjuje se na 10 do 15 milijardi američkih dolara.
- Poznavanjem genetičke konstitucije vrsta možemo povećati održivu proizvodnju drvnih sortimenata.

1.4.1. Molekularni biljezi

Genetički biljezi su jednostavno prepoznatljivi dijelovi genetičkog materijala, u većini slučajeva DNK makro molekule, koji se koriste u analizama varijabilnosti jedinki, populacija ili vrsta. U grubo ih dijelimo na biokemijske i molekularne biljege. Upotrebi genetičkih biljega prethodi ekstrakcija proteina ili kemijskih spojeva (kod biokemijskih biljega) odnosno DNK (za molekularne biljege) i tkiva biljaka (sjemena, lišća, peludi, a ponekad i iz tkiva drva). Biljezi predstavljaju bilo koji ulomak molekule DNK koji pokazuju neki oblik polimorfizma između analiziranih jedinki, populacija ili vrsta. Oni nisu u osnovi nužno geni, odnosno u strogom smislu definicije gena, no smatramo ih posebnim oblicima gen alela iz razloga jer se naslijeđuju po istim principima (Šatović 1999).

U praksi se primjenjuju više vrsta molekularnih genetičkih biljega između kojih se mogu izdvojiti: RFLP (*Restriction fragment length polymorphism*), SSLP (*Simple sequence length polymorphism*), AFLP (*Amplified fragment length polymorphism*), RAPD (*Random amplification of polymorphic DNA*), VNTR (*Variable number tandem repeat*), nSSR (*Simple sequence repeat*), SNP (*Single nucleotide polymorphism*), STR (*Short tandem repeat*), SFP (*Single feature polymorphism*), DarT (*Diversity Arrays Technology*), RAD (*Restriction site associated DNA markers*).

Najčešće korišteni molekularni biljezi su jezgrini mikrosateliti ili jednostavne ponavljajuće sekvence koji predstavljaju ponavljajuće motive na DNK lancu sastavljene od jednog do šest parova baza, te su prisutni kako u prokariotskim tako i u eukariotskim organizmima. Nalazimo ih i u kodirajućim i nekodirajućim dijelovima DNK lanca. Odlikuje ih visok stupanj polimorfizma koji je posljedica varijacija u broju ponavljajućih motiva zbog pogreške u replikaciji kojom dolazi do gubitka ili adicije ponavljajućih sekvenci, što je zapravo češći slučaj od točkastih mutacija stoga ih svrstavamo u hipervarijabilne biljege (Schlötterer i Tautz 1992). Potrebna količina DNK materijala za analizu kreće se od 50 do 100 ng (Šatović 1999). Glavne prednosti mikrosatelita kao genetičkih biljega su lokusna specifičnost i kodominantnost. Isto tako, dodatne prednosti su njihova kratkoća (90 – 300 bp) i lakoća generiranja lančanom reakcijom polimerazom (<http://hirc.botanic.hr/EpiSalvia/hr/hr-metode.htm>). Za razliku od AFLP i RAPD biljega, a zbog visoke mutacijske stope mikrosatelita, mikrosateliti su specifični za vrstu ili skupinu srodnih vrsta, odnosno ako se neka vrsta istražuje po prvi puta analize moraju biti razvijene *de novo* što postupak poskupljuje i čini ga dugotrajnim (Viljevac 2012).

1.4.2. Kvantitativni parametri

U izučavanju fenotipskih karakteristika neke jedinke, populacije ili vrste svojstva dijelimo na kvalitativna i kvantitativna. Za kvalitativna svojstva karakteristično je da su uvjetovana jednim ili vrlo malim brojem gena, a između fenotipskih klasa postoji jasna segregacija, te je njihova ekspresija najvećim dijelom uvjetovana genotipom (diskontinuirana varijabilnost). S druge strane kvantitativna svojstva odlikuju se diskretnim fenotipskim klasama gdje su prijelazi između klasa neprimjetni (kontinuirana varijabilnost). Djelovanje jednog gena na ekspresiju kvantitativnih svojstava je nedovoljno, te nasljeđivanje ovisi o kumulativnom djelovanju mnogih gena kojima je pojedinačni učinak malen. Većina istraživanih svojstava koja spadaju u domenu značajnosti za šumarsku struku i znanost zapravo pripadaju skupini kvantitativnih svojstava te su shodno tome kvantitativna svojstva, za razliku od kvalitativnih, neizostavan predmet izučavanja genetičke varijabilnosti, kao i stupanja razvoja evolucijske adaptabilnosti (Kajba i Ballian 2007).

Većinu složenih fenotipskih svojstava u šumarstvu smatramo da su uvjetovana poligenima kao što su dinamika rasta (izraženu kao visina, promjer ili volumen), fenološka svojstva (listanje i cvjetanje), specifična težina drveta, oblik debla (pravnost, granatost, plodnost, rašljivost), svojstvo autovegetativnog razmnožavanja, spolna zrelost (vrijeme prve fruktifikacije), klijavost sjemena i dr. Većina kvantitativnih svojstava su u izravnoj povezanosti sa nekoliko osnovnih svojstava, pa tako rast biljke pod izravnim je utjecajem mnogih fizioloških svojstava (intenzitet fotosinteze i respiracije), fenoloških svojstava (razdvajanje ljuski pupa, otvaranje pupa, rast kambija) itd. Za neka kvantitativna svojstva distribucija svojstava može biti više diskretna nego kontinuirana. U tom smislu, poneka svojstva poput oblik debla, granatosti ili forme krošnje mogu biti jednostavno procjenjena (vizualno opažanje) u diskretne kategorije, iako su zapravo ta svojstva kontinuirane varijabilnosti. Postoji i određena skupina kvantitativnih svojstava koju također dijelimo u diskretne klase, no u samo dvije protivne klase (0 = nepostojanje; 1 = postojanje), a tu imamo otpornost na napade nekog štetnika, preživljavanje, oštećenje od mraza i dr. Ova svojstva nazivamo binomna ili Bernoullijeva svojstva, jer postoje samo dvije jasno odijeljene kategorije (Falconer i Mackay 1996).

Teorijske osnove kvantitativne genetike postavljene su 20-ih godina prošlog stoljeća od strane nekoliko znanstvenika među kojima se mogu izdvojiti Fisher (1918), Haldane (1932) i Wright (1921). Razvoj ovog područja kroz godine od strane spomenutih, a i mnogih drugih

znanstvenika kasnije, uglavnom se ogleda u razrađivanju, razjašnjenju i popunjavanju detalja, tako da danas područje kvantitativne genetike ima svoje oblikovano „tijelo“ prihvaćeno među svim ostalim granama genetike. Područje kvantitativne genetike usko je naslonjeno na Mendelova pravila nasljeđivanja. Ispoljavanje kvantitativnih svojstava sa sobom donosi razmišljanje da li je svojstvo pod ukupnom i izravnom kontrolom gena ili je dio oblikovanja istoga svojstva uvjetovano okolišnim uvjetima u kojima jedinka obitava. Ostala svojstva koja se uzimaju u obzir prilikom procjene kvantitativnih svojstava su dominacija, epistaza, plejotropizam, interakcija i mutacije. Tek nakon uzimanja u obzir svih utjecajnih čimbenika možemo preciznije govoriti o genetičkoj strukturi populacije koja nam je od interesa. Nakon utvrđivanja genetičke strukture populacije pojednostavljuje se sagledavanje evolucijskih promjena prilikom formiranja promatranog svojstva, a s druge strane samo saznanje o vrijednostima nekoga kvantitativnog svojstva olakšava nam planiranje programa oplemenjivanja.

Eksperimentalni dio kvantitativne genetike ima tri pravila komplementarna sa teorijskim dijelom (Falconer i Mackay 1996):

1. istraživanje populacija omogućuje nam da pobliže odredimo svojstva gena povezanih sa kvantitativnim varijacijama;
2. eksperiment oplemenjivanja kroz križanja omogućuje nam da testiramo vjerodostojnost teorije;
3. postoje određene konsekvence u procesu križanja koje ne možemo predvidjeti kroz teoriju, a odgovore na sve nepoznanice možemo isključivo dobiti po završetku eksperimenta.

1.5. FENOLOGIJA I FENOLOŠKO MODELIRANJE

Termin fenologija (grč. *phaino* + *logos*) prvi put se spominje 1849 godine od strane Charles Morren-a na njegovom javnom predavanju pod naslovom „*Le globe, le temps et la vie*“ (Morren 1849, 1851). Prva definicija fenologije publicirana je na engleskom jeziku 1884. godine i glasila je: „...*is the observation of the first flowering and fruiting of plants, the foliation and defoliation of trees, the arrival, nesting, and departure of birds...*“ (Anon 1884). Godine 1972. kao dio doprinosa International Biological Programa (IBP) osniva se odbor za fenologiju (Leith 1974) u kojem definiraju fenologiju kao: *proučavanje vremenskog razdoblja ponavljajućih bioloških događaja, uzroka njihovog odvijanja kroz vrijeme, a uzimajući u obzir biotičke i abiotičke čimbenike okoliša, te interakciju između određenih faza bilo unutar iste ili različitih vrsta.*

Fenološka opažanja ogledaju se u utvrđivanju datuma početka klijanja, listanja, pupanja, klasanja, cvjetanja, zriobe i dr. (Penzar i Penzar 2000). Iz tako dobivenih podataka ustanovljuje se promjena datuma početka nastupa određenih razvojnih faza te trajanje istih. Fenološka opažanja promatraju se i na različitim geografskim širinama, nadmorskim visinama ili nagibima terena, te se utvrđuju prostorne promjene početka i trajanja faza koje se na kraju mogu i kartografski prikazati na takozvanim fitofenološkim kartama (Jelić i Vučetić 2012).

Listanje je kompleksan fiziološki proces koji je s jedne strane uvjetovan unutarnjim genetičkim naslijeđem jedinke, a s druge strane okolišnim uvjetima u kojima jedinka raste i razvija se. Globalnim zatopljenjem kao klimatskim fenomenom koji Zemlju prati zadnjih stotinjak godina fenologija ponovno dobiva na važnosti i svrsishodnosti. Klima ima važnu ulogu u mnogim biološkim procesima kao što su dinamika vegetacijskog razdoblja, štete od proljetnih i jesenskih mrazeva, balans ugljika u ekosustavu, i upravo zbog toga je vegetacija onaj prirodni element koji nam može ukazati i dati povratne informacije o tendenciji klimatskih promjena (Menzel 2000).

Poljski jasen lista nakon cvjetanja. Usporedimo li fenologiju cvjetanja i listanja, tada su trendovi dosta slični, s tim da listanje karakterizira dosta manja varijabilnost između različitih geografskih područja. U mediteranskim zemljama poljski jasen s listanjem počinje od sredine ožujka do sredine svibnja i vegetacijski period je dulji, a u srednjoj Europi s listanjem počinje od kraja ožujka do sredine svibnja i vegetacijski period je nešto kraći (Fraxigen 2005).

Još u XVIII stoljeću De Réaumur (1735) je utvrdio da na fenološke pojave (listanje, cvjetanje) najveći utjecaj imaju kumulativne temperature prije nastupa ispoljavanja fenoloških svojstava. Od tada je identificirano još nekoliko čimbenika koji utječu na ispoljavanje fenoloških svojstava, poput duljine hladnog perioda (Laube i sur. 2014; Murray i sur. 1989; Sogaard i sur. 2008), fotoperiod (Basler i Korner 2012; Caffarra i Donnelly 2011; Heide 1993; Körner i Basler 2010; Laube i sur. 2014), temperature prethodne jeseni (Heide 2003), dostupnost hraniva u tlu (Jochner i sur. 2013), oborine (Estiarte i sur. 2011; Penuelas i sur. 2002) i režim svjetla (Linkosalo i Lechowicz 2006).

Veće količine oborina prije vegetacijske sezone mogu povisiti potrebu za toplinskim sumama (Fu i sur. 2014), što potvrđuje da oborine mogu također indirektno doprinijeti na početak listanja. Utjecaj oborina na početak listanja izraženiji je nakon suhe zime, gdje upravo količina oborina u proljetnom periodu predstavlja jedini dostupni izvor vode biljkama (Shen i sur. 2015).

Promjene u fenološkim događajima poput cvjetanja ili migracije ptica spadaju u najosjetljivije biološke senzore klimatskih promjena. Diljem svijeta proljetni fenološki događaji mogu se odvijati ranije ili kasnije od uobičajenog odvijanja u prošlosti. Ne podlježu sve vrste niti zemljopisne regije promjenama u isto vrijeme što u konačnici dovodi do neusklađenosti. Saznanja na koji način biljke ili životinje reagiraju na klimatske promjene može pomoći u predviđanju populacijskih pomaka bilo u smjeru smanjivanja ili povećanja i širenja istih (<https://www.usanpn.org>).

Fenološki modeli, algoritamska realizacija povezanosti fenologija-klima, postaju neophodni alati za istraživače kako bi kvantificirali odgovor na klimatološke čimbenike, te saželi povratne informacije o fenološkim pomacima uvjetovanih promjenama klimatskih uvjeta (Cleland i sur. 2007; Thackeray i sur. 2010; van Vliet 2010). Prostorna varijabilnost fenologije šumskog drveća limitirana je niskim temperaturama i nadmorskim visinama, te s druge strane deficitom vode u pustinjskim predjelima i u predjelima aridne klime (Beaubien i Freeland 2000; Moser i sur. 2010; Visser i sur. 2010; Wilczek i sur. 2010). Statistički pristup, odnosno empirijski fenološki modeli, osnovu temelje na korelacijskim odnosima između fenoloških događaja i različitih ekoloških čimbenika (prvenstveno klimatoloških), bez razmatranja specifičnih bioloških procesa istraživane vrste (Zhao i sur. 2013). Za analize većih razmjera koriste se modeli zasnovani na satelitskim slikama visokih rezolucija razvijenih od strane National Oceanic and Atmospheric Administration (Zhang i sur. 2006).

Mnogo različitih fenoloških modela razvijeno je i testirano kroz povijest sa različitim stupnjem uspjeha predviđanja, sa svrhom boljeg razumijevanja onih okidača (klimatoloških čimbenika) koji uvijetuju aktivaciju i ispoljavanje određenih fenoloških događaja. Uzimajući u obzir raznovrsnost parametara na kojima su modeli zasnovani, modele bi mogli svrstati u tri grupe: statistički, mehanički i teorijski. Naše razumijevanje fenoloških modeliranja i budućih trendova klimatskih promjena i njihovog utjecaja na biljnu fenologiju i dalje ostaje limitirano.

1.5.1. Dormantnost kod šumskog drveća

Dormantnost je stanje smanjene metaboličke aktivnosti uslijed čega šumsko drveće umjerenog pojasa nesmetano podnosi hladnoće tijekom zimskog perioda godine (Clark 2013). Mnoge vrste šumskog drveća mogu proći bez oštećenja tijekom jesenskih i zimskih dana pri temperaturama čak do $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$, no na istim tim vrstama temperatura od primjerice $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ može izazvati znatna oštećenja tijekom proljetnih dana, odnosno tijekom početka listanja (Savill i sur. 1997).

Dormantnost kod šumskog drveća dosta je istraživana, no ipak je do danas nedovoljno razumljiva. Jedna od studija govori o metaboličkom suzdržavanju pupova tijekom faze dormantnosti, sve dok ne budu zadovoljeni ograničavajući temperaturni rasponi iznad kojih kreće aktivnost u pupovima (Vegis 1964).

Kod šumskog drveća poznajemo tri vrste dormantnosti (Lang i sur. 1987):

Ekodormantnost – period neaktivnosti u rastu uzrokovan limitiranošću okolišnih čimbenika i traje sve dok oni prevladavaju (ekstremne temperature, nedostatak hraniva, vodni stres itd.);

Paradormantnost – inhibicija rasta uzrokovana drugim dijelovima biljke (kao što je apikalna dominacija);

Endodormantnost – uzrok inhibicije rasta je u samoj strukturi dormantnosti (poput negativnih temperaturnih jedinica ili fotoperioda i sl.).

Istraživanja o rastu i razvoju biljaka identificirale su mnoge gene zadužene za inicijaciju meristema, te formiranje biljnih organa (Horvath i sur. 2003). Točni mehanizmi funkcioniranja dormantnosti nisu do kraja razjašnjeni, no poznato je da abscizinska kiselina igra važnu ulogu u tom cjelokupnom procesu (Rohde i Bhalerao 2007). Koncentracija abscizina u pupovima prati vegetacijski ciklus i najviše vrijednosti su tijekom

endodormantnosti. Kako se iza toga mehanizam dormantnosti odvija nije u potpunosti jasno. Koncentracija giberelina u pupovima se povećava tijekom hladnih jedinica i potiče početak listanja, a auksini i citokinini su najevidentniji tijekom paradormantnosti (Tamura i sur. 2002).

Fotoperiod je primarni čimbenik koji upravlja prestankom rasta kod šumskih vrsta umjerenog pojasa (Hänninen i sur. 1990; Perry 1971; Wareing 1956). Lišće putem fitokroma prima signal od fotoperioda i šalje ga dalje u apikalni meristem koji se zaustavlja sa rastom, te tvori dormantni pup (Vegis 1964; Wareing 1956). Jednom kada je rast zaustavljen drveće ostaje u dormantnom stanju sve do trenutka kada stanice u meristemu ne dobiju signal za početak rasta. Najviši stupanj dormantnosti kod šumskog drveća je u kasnu jesen kada je djeljenje stanica i rast zaustavljen, a pup formiran.

Za razbijanje dormantnosti i početak rasta potreban je period hladnih temperaturnih jedinica (Metzger 1996). Kolike vrijednosti hladnih temperaturnih jedinica i u kojem periodu izloženosti je potrebno da se biljka nalazi kako bi se dormantnost razbila ovisi od vrste do vrste (Heide 1993), ili čak od genotipa do genotipa unutar iste vrste (Farmer 1968). Temperatura od 10 °C do 12 °C dovoljna je za razbijanje dormantnosti kod nekih vrsta iz porodice Rosaceae (Heide i Prestrud 2005). Perry (1971) iznosi u istraživanju kako je temperatura od 5 °C optimalna temperatura za razbijanje dormantnosti, te se ta vrijednost temperature najčešće koristi u istraživanjima (Hunter i Lechowicz 1992; Murray i sur. 1989; von Wuehlisch i sur. 1995). Smatra se također kako su promjenjive vrijednosti temperature mnogo značajnije za razbijanje dormantnosti od neke konstantne vrijednosti (Campbell i Sugano 1975; Hänninen i sur. 1990).

1.5.2. Početak listanja

Hladne temperaturne jedinice potrebne za razbijanje dormantnosti vraćaju stanicama sposobnost za rast, ali ne potiču i sam rast (Chouard 1960). Upravo iz tog razloga nakon što su zadovoljene količine hladnih temperaturnih jedinica za početak rasta potrebno je zadovoljiti i određene količine pozitivnih temperaturnih jedinica iznad određenog temperaturnog praga koji je svojstven svakoj vrsti drveća (vidi poglavlje 1.5.1.). Promišljanje o „pozadini“ mehanizma početka listanja je u kojim momentima drveće treba akumulirati hladne, a u kojim pozitivne temperaturne jedinice. Harrington i sur. (2010) iznose stajalište kako se akumulacija i hladnih i pozitivnih temperaturnih jedinica odvija istovremeno.

Šumsko drveće može dosta varirati s obzirom na početak listanja između i unutar vrsta (Lechowicz 1984; Murray i sur. 1989). Smatra se da je vrijeme početka listanja pod oprečnim evolucijskim pritiskom (Bennie i sur. 2010). Ranolistajuće forme imaju dužu vegetacijsku sezonu i u mogućnosti su da usvoje veću količinu CO₂ (adaptacija kapaciteta), no s druge strane kasnolistajuće forme imaju manju mogućnost ozljeda od mraza nakon izlaska iz zimske dormantnosti (adaptacija preživljavanja) (Bennie i sur. 2010; Körner i Basler 2010; Kramer i sur. 2010). S druge strane, ranolistajuće forme sklonije su napadu kukaca defolijatora pa u tom smislu usvajanje CO₂ ranolistajućih formi nije prednost (Polgar i Primack 2011).

Pionirske vrste ili vrste rane sukcesije kao što su *Alnus* spp., *Betula* spp. i *Populus* spp. kreću sa listanjem dosta ranije u proljeće nego li vrste kasne sukcesije. Vrste rane sukcesije najčešće imaju difuzno porozno drvo i proizvode jednoliko sitne traheje odnosno pore. Wang i sur. (1992) ustanovili su visoku korelaciju između tipa drva i vremena početka listanja, tako da prstenasto porozne vrste počinju sa listanjem kasnije od difuzno poroznih vrsta. Sitnije traheje (tmanjega promjera) nisu podložne emboliji tijekom zime (uzrokovanoj mjehurićima u ksilemu uslijed smrzavanja) što im omogućuje da provode vodu ranije u sezoni (Wang i sur. 1992). Prstenasto porozne vrste, kao što je *Fraxinus excelsior* L., imaju krupnije traheje, koje su podložnije oštećenju uslijed zimskog smrzavanja. To zahtijeva proizvodnju novih traheja u proljeće i iz tog razloga može doći do odgođenog početka listanja (Lechowicz 1984; Wang i sur. 1992). Mraz ubija biljna staničja kad se u unutrašnjosti stanica stvore kristali leda, prvenstveno zbog toga što su stijenke stanica oštećene. Tako oštećene stijenke stanica propuštaju elektrolite u apoplast (Arora i Palta 1991).

Svojstvo listanja je pod značajnom genetičkom kontrolom i također pod izrazitim selekcijskim pritiskom (Doi i sur. 2010). Udio genetičke varijabilnosti unutar vrste označava i stupanj fenoloških reagiranja na izmjenjene temperaturne uvjete okoliša. Kod mnogih vrsta šumskih drveća fenološka svojstva se odlikuju visokim vrijednostima nasljednosti (Billington i Pelham 1991; Elkassaby i Park 1993; Farmer 1993; Hendry i Day 2005).

Međupopulacijske razlike na osnovu fenoloških svojstava manje su izražene u toplijim klimatskim nego u hladnijim pojasevima (Chuine i sur. 2000). Lokalna adaptacija fenoloških svojstava mogla bi biti ograničavajuća tijekom klimatskih promjena, no taj problem zasigurno neće imati vrste kod kojih će biti osiguran nesmetan protok gena (Clark 2013).

1.5.3. Vremenski pomaci fenoloških događanja

Globalna temperatura u posljednja tri desetljeća povećala se za 0,6 °C (J. Hansen i sur. 2006). Značajne su varijabilnosti početka listanja iz godine u godinu, a u posljednjem desetljeću zabilježen je značajan trend ranijeg početka listanja što se pripisuje antropogenom utjecaju na globalno zagrijavanje (Ibáñez i sur. 2010; Parmesan 2006; Root i sur. 2003; Walther i sur. 2002).

Globalna promjena klime dovela je do mnogih promjena u fenološkim ispoljavanjima unutar šumskih ekosustava (Menzel 2000; Parmesan 2006; Primack i sur. 2009). Clark (2013) izdvaja nekoliko primjera vremenskih pomaka fenoloških svojstava:

1. Menzel i Fabian (1999) provode istraživanje na 30 godina dugim fenološkim motrenjima u Europi te zaključuju kako listanje počinje šest dana ranije, te da je jesenska koloracija produljena za 4,8 dana, što u konačnici govori da se vegetacijska sezona produljila za 10,8 dana;
2. Menzel (2000) izvještava da se početak listanja na području sjeverne Europe pomaknuo u prosjeku tjedan dana ranije u posljednjih 50 godina;
3. Fitter i Fitter (2002) proučavajući fenologiju na uzorku od 385 biljaka u Velikoj Britaniji, iznose zaključke kako cvjetanje u prosjeku kreće ranije za 4,5 dana u odnosu na četiri desetljeća prije;
4. Parmesan i Yohe (2003) izvještavaju kako 62 % od 677 istraživanih vrsta pokazuju trend ranijih fenoloških ispoljavanja u smislu početka listanja, cvjetanja pa čak i migracije ptica;
5. Menzel i sur. (2006) procjenjuju preko 125 000 fenoloških motrenja iz 21 Europske zemlje i dolaze do zaključka kako je 78 % listanja, cvjetanja i plodonošenja bilježilo trend ranijeg nastupanja, a samo 3 % kasniji trend u periodu od 1971. do 2000. godine, s prosjekom od 2,5 dana po desetljeću;
6. Istraživanju na *Fagus grandiflora* Ehrh. u sjevernoj Americi, utvrdila su da početak listanja počinje 5 – 10 dana ranije nego u zadnjih pet desetljeća (Richardson i sur. 2006);

7. Na području Japana sa porastom temperature za 1 °C, u periodu između 1953. i 2005. godine, listanje počinje ranije u prosjeku za 2 – 7 dana (Ibáñez i sur. 2010).

Klimatske promjene nesumljivo mogu izazvati ekološku neusklađenost između povezanih vrsta (Clark 2013). Ako određene vrste imaju tendenciju ranijeg početka listanja i određeni kukci će se ranije pojaviti, dok s druge strane ptice selice koje dolaze kasnije mogu eventualno ostati bez dovoljne količine dostupne hrane (Miller-Rushing i sur. 2008). Buse i Good (1996) utvrdili su jasnu povezanost između početka listanja hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) i pojave ličinki malog mrazovca (*Operophtera brumata*).

Ranije listanje također povećava opasnost od stradavanja usljed proljetnih mrazeva (Cannell i Smith 1986). Po modelima simulacije za Veliku Britaniju do 2050. godine velika većina šumskih vrsta trebala bi imati u prosjeku veće količine sjemena, ako se uzme u obzir raniji trend početka listanja, osim obične bukve. Model simulacije za razdoblje iza 2050. godine predviđa smanjenje uroda zbog ograničene količine vodenih resursa (Broadmeadow i sur. 2005). Ukoliko vrste sa minimalnim zahtjevima za fotoperiodom i hladnim temperaturnim jedinicama nastave trend ranijeg početka listanja moglo bi doći do povećanja njihovih areala, te bi mogle dominirati na staništima u kojima trenutno rastu (Morin i sur. 2009).

1.6. ŠUMSKI EKOSUSTAVI I GLOBALNA PROMJENA KLIME

Klimatski čimbenici povezani s klimatskim promjenama, a koji u najvećoj mjeri utječu na šumske ekosustave su CO₂, temperatura i oborine (Clark 2013). Prema predviđanjima IPCC o koncentraciji CO₂ u atmosferi (Nakićenović i sur. 2000) intenzitet fotosinteze će rasti zbog enzima ribuloze iz razloga što nije zasićen trenutnim količinama CO₂ (Ainsworth i Long 2005). Odras toga bi mogao biti takav da bi mlađa stabla mogla imati brži rast za otprilike 30 – 50 %, dok te vrijednosti kod starijih stabala ne bi bile tako značajne (Broadmeadow i Randle 2002). Povećanje rasta zasigurno neće biti proporcionalno s povećanjem fotosintetske aktivnosti, a ovisit će i o limitiranosti hranivima u tlu (Hungate i sur. 2003; Oren i sur. 2001). S druge strane negativne konotacije povećanja CO₂ u atmosferi mogu se ogledati u povećanju lisne površine koja će za posljedicu izazvati promjene flornog sastava prizemnog rašća zbog manje količine dostupnog svjetla (Broadmeadow i Randle 2002).

Povećanje temperature produljit će vegetacijsku sezonu (Menzel i Fabian 1999) i povećati fotosintetsku aktivnost (Drake i sur. 1997) što će rezultirati povećanjem produkcije. Fenološke promjene uslijed porasta temperature mogle bi povećati rizik od oštećenja uslijed proljetnih i jesenskih mrazeva (Bennie i sur. 2010). Nadalje, smanjit će se prirodno izlučivanje jedinki tijekom zimskih perioda, a samim time povećat će se brojnost populacija određenih kukaca ili glodavaca, dok će s druge strane biti „otvorena vrata“ i za pridolazak invazivnih alohtonih organizama (Evans i sur. 2002). Kod vrsta koje za uspješno plodonošenje zahtijevaju akumulaciju hladnih temperaturnih jedinica, uslijed porasta temperature, značajno će se smanjiti urod, a posljedično će biti i otežana prirodna obnova šuma (Gosling i Broadmeadow 2006).

Pozitivne strana mogućih promjena režima oborina u smislu povećanja tijekom zimskih, a smanjenja tijekom ljetnih mjeseci mogla bi biti u smanjenju populacije kukaca defolijatora (Clark 2013). No negativna strana je što stres uslijed nedovoljne količine oborina tijekom ljetnih mjeseci dovodi do fiziološkog slabljenja, odnosno do podložnosti stabala većim oštećenjima tijekom napada patogena (Huberty i Denno 2004).

Drveće se odlikuje fenotipskom plastičnošću i genetičkom adaptabilnošću na okolišne uvjete u kojima raste (Sultan 1995). Nekoliko je mogućih scenarija kako će se populacije šumskog drveća prilagoditi klimatskim promjenama: prilagodit će se novim uvjetima na individualnoj razini kroz fenotipsku plastičnost; adaptirat će se na razini populacije kroz prirodnu selekciju;

migrirat će prema područjima na čije su uvjete okoliša već adaptirani ili će se suočiti sa lokalnim nestankom (Aitken i sur. 2008; Davis i sur. 2005; Nicotra i sur. 2010).

Visoka razina genetičke raznolikosti šumskog drveća (Hamrick i sur. 1992) povećava vjerojatnost da će značajan udio genotipova u budućnosti preživjeti i samim time povećati adaptabilnost svoje populacije (Hamrick 2004). Genotipovi sa visokim stupnjem fenotipske plastičnosti također imaju veliki izgled da prežive značajne temperaturne ekstreme u budućnosti, ali samo ukoliko uspiju aktivirati gene koji će producirati otporne fenotipove (Saxe i sur. 2001).

Forestry Commission (2011) iznosi par prijedloga mjera o očuvanju šuma u budućnosti (Ray i sur. 2010). Predlažu da se osnivaju pokusi provenijencija s biljnim materijalom porijeklom sa 2° i 5° sjevernije geografske širine uz testiranje i lokalnih provenijencija. Predlažu također kraće ophodnje, te povećanje intenziteta proreda.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) donosi mjere ublažavanja klimatskih promjena i zaustavljanja daljnjeg stvaranja efekta staklenika (IPCC 2007):

1. Sekvestracija ugljika – podizanje novih šumskih površina, te gospodarenje šumskim površinama koje su do sada bile zapuštene;
2. Smanjenje emisije CO₂ – usvajanje ugljika kroz konzervaciju i održavanje tala;
3. Zamjena materijala – drvni proizvodi umjesto betonskih konstrukcija;
4. Bioenergija – zamjeniti upotrebu fosilnih goriva sa obnovljivim izvorima energije (vjetar, sunce, valovi) uključujući i bioenergiju iz šuma.

Karta rasprostranjenosti šumskih vrsta u ravnoteži je sa kartom klimatskih prilika (Aitken i sur. 2008; Huntley i sur. 1989; Sykes i sur. 1996), premda postoji skupina znanstvenika koji su mišljenja da su neke vrste još uvijek ograničene na prostor njihovog refugija oblikovanog zadnjim ledenim dobom (Bergeron i sur. 2004; Svenning i Skov 2007a, 2007b). Iako šumske vrste imaju djelotvoran mehanizam razmnožavanja i širenja, široku ekološku valenciju, postoji bojazan da neće moći pratiti trend promjene klime. Migracija će se odvijati najvjerojatnije znatno sporije nego li se odvijala nakon zadnjeg ledenog doba zbog fragmentiranih staništa i razdvojenih populacija (Clark 2013).

1.7. DOSADAŠNJA SAZNAJNA O GENETIČKOJ VARIJABILNOSTI POLJSKOG JASENA

Taksonomska pripadnost poljskog jasena, pa tako i vrsta i nižih taksonomskih jedinica unutar roda *Fraxinus* stvara nedoumice mnogim istraživačima dugi niz godina. Na području jugoistočne Europe najopsežnija istraživanja na poljskom jasenu provodio je Fukarek (1983). Na osnovu morfologije poljski jasen dijeli na sredozemni poljski jasen (ssp. *angustifolia*), i panonski poljski jasen (ssp. *pannonica*). Sredozemni poljski jasen prirodnog je rasprostranjenja uz rijeku Mirnu, Cetinu, Krku, Jadro, Zrmanju, Neretvu, Bojanu, zatim na otocima Rabu i Pagu, te oko Skadarskog jezera. Panonski poljski jasen prirodnog je rasprostranjenja uz rijeku Dunav, Savu, Dravu, Muru, Tisu i Moravu. Osim predhodno istaknute podvrste Fukarek na razini Europe izdvaja još i: *Fraxinus oxycarpa* (ponto-kaspijski poljski jasen), *Fraxinus pallisae* (podunavski poljski jasen), *Fraxinus syriaca* (sirijsko-kaspijski poljski jasen), *Fraxinus potamophilia* (turkmenski poljski jasen).

Značajna morfološka varijabilnost uvjetovala je problematiku u taksonomskoj pripadnosti poljskog jasena, uslijed čega je opisan cijeli niz podvrsta i varijeteta. Veliki broj nižih taksona opisan je na osnovu morfologije lista i ploda. Najčešće je citirana podjela na tri podvrste, jasno geografski izolirane (Fraxigen 2005; Tutin 1972): *Fraxinus angustifolia* subsp. *angustifolia* (zapadni Mediteran); *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa* (Bieb. ex Willd.) Franco & Rocha Afonso (istočni dio srednje Europe i južna Europa od Španjolske istočno); i *Fraxinus angustifolia* subsp. *syriaca* (Boiss.) Yalt. (Turska i istočno do Irana).

Na području Slovenije istražena je unutarpopulacijska i međupopulacijska varijabilnost panonskih i mediteranskih populacija na osnovu morfometrije lista i plodova (Jarni 2009; Jarni i sur. 2011). Istraživanjem je utvrđena visoka razina unutarpopulacijske varijabilnosti, te niska međupopulacijska varijabilnost, odnosno nije utvrđena statistički signifikantna razlika između panonskih i mediteranskih populacija poljskog jasena na istraživanom području s time da autori potvrđuju isključivo prisutnost podvrste ssp. *oxycarpa*.

Molekularna istraživanja, najopsežnije su provedena kod običnog jasena, što je i razumljivo s obzirom na areal i gospodarsku važnost te vrste na području Europe. Prvo molekularno istraživanje u kojem je bio zastupljen i poljski jasen bio je europski projekt Fraxigen (2005). Istraživanje je temeljeno na analizi kloroplastne DNK, te jezgrinih mikrosatelitnih biljega (nSSR). Kloroplastna DNK istraživana je na uzorku od 34 populacije poljskog jasena u kojima je identificirano devet različitih haplotipova. Najzastupljeniji haplotip (H4)

identificiran je u Španjolskoj, a također se pojavljuje u manjim populacijama u Hrvatskoj i Moldaviji. Haplotipovi H3 i H5 najzastupljeniji su u Italiji. Ranije europsko istraživanje utvrdilo je da je dominantni haplotip H5 običnog jasena zastupljen u južnoj i srednjoj Italiji, dok je haplotip H3 zastupljen u sjevernoj Italiji i južnoj Francuskoj. Haplotip H1 najzastupljeniji je u Grčkoj i na Balkanskom poluotoku. Drugi najzastupljeniji haplotip u Grčkoj, haplotip H3, čini se da je migrirao sjeverozapadno prema mediteranskom području (Apeninski poluotok i južna Francuska). Haplotip H2 najzastupljeniji je u populacijama iz Slovačke, Mađarske i Slovenije, dok su haplotipovi H6, H7 i H9 lokalizirani u Rumunjskoj, Moldaviji i Turskoj. Najveći broj haplotipova utvrđen je na Balkanskom poluotoku što upućuje na postojanje glacijalnih refugija na tom području.

Raznolikost kloroplastnih haplotipova poljskog jasena relativno je niska, populacije su jasno geografski strukturirane, glacijalni refugiji jasena vjerovatno su se nalazili na području Iberijskog poluotoka i sjevernog dijela Apeninskog poluotoka, Balkanskom poluotoku, te potencijalno na području Dinarida (Heuertz i sur. 2006). Utvrđeno je također da poljski jasen dijeli većinu haplotipova sa običnim jasenom što ukazuje na neometan protok gena u povijesti između ove dvije vrste.

Genetička varijabilnost, na osnovu jezgrinih mikrosatelitnih biljega, u sklopu projekta Fraxigen (2005) istraživana je na uzorku od 19 populacija iz Grčke, Italije i Španjolske. U istraživanim populacijama utvrđena je visoka razina genetičke varijabilnosti, s tim da su manju varijabilnost imale najjužnije grčke populacije. Opravdanje manje razine varijabilnosti može se objasniti križanjem u užem srodstvu čemu su doprinjeli mnogi čimbenici poput izolacije, granice areala, te ljudski utjecaj. Ukupna razina varijabilnosti nije se značajno razlikovala između čistih i mješovitih populacija. Međupopulacijska varijabilnosti bila je mala, a španjolske i talijanske populacije ukazivale su na dvije izdvojene grupe. Iznimku je predstavljala populacija ITA_18A iz južne Italije koja je najbližnja španjolskim populacijama, te populacija ES_06 iz istočne Španjolske koja je bila najbližnja talijanskim populacijama. Grčke populacije ukazivale su na najmanju razinu varijabilnosti, što je pokazatelj nesmetanog protoka gena između populacija.

Istraživanje varijabilnosti poljskog jasena u testovima provenijencija i testovima polusrodnika uzgojenih iz sjemena, provedeno je u Republici Hrvatskoj na uzorku od devet prirodnih posavskih populacija (Bogdan 2006). Svrha istraživanja bila je utvrditi kvantitativne genetičke parametre za svojstva promjera, visina, početka i završetka vegetacije, te rašljivosti

i granatosti. U istraživanju nije utvrđena genetički uvjetovana diferencijacija populacija s obzirom na geografsko porijeklo, kao niti s obzirom na porijeklo prema ekološko-gospodarskim tipovima sastojina. Za svojstva promjera, visina, granatosti i fenologije listanja utvrđeno je da se dominantni udio genetske varijabilnosti odnosi na unutarpopulacijsku varijabilnost. Utvrđena struktura genetske varijabilnosti, za istraživana kvantitativna svojstva u juvenilnoj dobi, pokazala je da poljski jasen u području Posavine ne ispoljava klinalnu niti ekotipsku varijabilnost, te da je dominantni udio genetske varijabilnosti na unutarpopulacijskom nivou.

Kombinacijom populacijske genetike, ekoloških čimbenika, genetičke varijabilnosti, te ekoloških niša provedeno je istraživanje principa i mehanizama mikroevolucije poljskog jasena na području njegove prirodne rasprostranjenosti u Republici Hrvatskoj (Temunović 2013). Dio ciljeva istraživanja obuhvatili su determinaciju utjecaja ekoloških čimbenika, krajobraza i klimatskih promjena na strukturu unutarvrzne varijabilnosti, a s druge strane istražena je razina i mehanizam međuvrsne hibridizacije s običnim jasenom na razini europskog areala tih dviju vrsta. Rezultati istraživanja ukazuju da na razini Hrvatske postoji značajna genetička varijabilnost između kontinentalnih i mediteranskih populacija poljskog jasena, no ne i razlika izrazite značajnosti koja bi ukazivala da se radi o dvije različite podvrste poljskog jasena, već isključivo o mogućnosti razmatranja da se radi o dva različita ekotipa. Kontinentalne populacije u Hrvatskoj odlikuju se visokom unutarpopulacijskom, te niskom međupopulacijskom varijabilnošću, dok mediteranske populacije odlikuje nešto niža unutarpopulacijska i povećana međupopulacijska varijabilnost. Nadalje, utvrđeno je da ekološka varijabilnost bolje objašnjava genetičku varijabilnost nego geografska varijabilnost. Stvaranje hibridnih populacija poljskog i običnog jasena omogućeno je na mjestima gdje se njihove ekološke niše preklapaju. Hibridne populacije utvrđene su uglavnom u zapadnom dijelu areala na području Europe.

Za fenološko svojstvo početka listanja provedeno je trogodišnje istraživanje na klonovima porijeklom sa lokaliteta Jasenovac, Novska i Nova Gradiška, gdje je utvrđena značajna unutarpopulacijska varijabilnost, no nisu utvrđene statistički značajne razlike između istraživanih populacija (Andrić i sur. 2016). U istom istraživanju poljski jasen je s obzirom na svojstvo početka listanja podjeljen na ranu i kasnu ekotipsku formu.

Obzirom na ugroženost običnog i poljskog jasena na napad fitopatogena *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya, mnoga istraživanja usmjerena su u smjeru

istraživanja individualne varijabilnosti u pogledu otpornosti. Kirisits i Freinschlag (2012) u klonskoj sjemenskoj plantaži običnog jasena u Austriji provode istraživanja otpornosti na oštećenja od patogena, te zaključuju kako je genetički uvjetovana rezistentnost djelomična, a udio osjetljivih stabala izrazito visoka. U Švedskoj provedena su istraživanja na 106 plus stabala običnog jasena koji su šest godina inficirani navedenim patogenom, te je utvrđeno da su oštećenja pod visokom genetičkom kontrolom. Isto tako, utvrđena je genetička varijabilnost između istraživanih jedinki s obzirom na oštećenost, no nisu utvrđene potpuno otporne jedinke. Pozitivna strana istraživanja je ta da su određene jedinke ukazivale na manja oštećenja odnosno na djelomičnu rezistentnost, kao i to da stupanj oštećenja nije bio povezan sa zemljopisnim porijeklom klonova (Stener 2013). Isti zaključci kao i u prethodna dva navedena istraživanja o individualnoj varijabilnosti običnog jasena utvrđeni su i u Njemačkim istraživanjima (Enderle i sur. 2015).

U istraživanju varijabilnosti klonova poljskog jasena u klonskim sjemenskim plantažama s obzirom na osjetljivost na napad gljive *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya, utvrđeno je da niti jedan od testiranih klonova nije pokazao potpunu rezistentnost prema patogenu, međutim dokazana je reducirana osjetljivost ili tolerantnost određenih klonova (Milotić 2017).

Čortan i sur. (2017) provode istraživanje morfometrije i oblika perutki poljskog jasena na 20 stabala (100 perutki po stablu) unutar populacije Karapanža u Srbiji. Utvrđena je značajna varijabilnost na individualnoj razini na osnovu morfometrijskih parametara, koja nije uvjetovana okolišnim uvjetima s obzirom da su sva stabla iz iste populacije. S obzirom na veličinu perutki pretpostavljaju da se radi o formi *macrocarpa*.

1.8. CILJEVI ISTRAŽIVANJA

1. Istražiti tip varijabilnosti poljskog jasena iz dvije klonske sjemenske plantaže koje predstavljaju uzorke dvije sjemenske regije koristeći osam neutralnih jezgrinih mikrosatelitnih biljega (nSSR) sa svrhom boljeg razumijevanja i davanja budućih smjernica za korištenje šumskog reprodukcijaskog materijala.
2. Izračunati kvantitativne genetičke parametre (okolišnu, genotipsku i fenotipsku varijancu, te nasljednost u širem smislu) za fenološko svojstvo početka listanja.
3. Istražiti fenološka svojstva listanja, njihovu zakonitost kroz višegodišnja istraživanja, te postojanje eventualno ekotipskih formi s obzirom na to svojstvo.
4. Testirati utjecaj klimatoloških varijabli (temperature, oborine, insolacije) na početak listanja.
5. Ispitati dinamiku cvjetanja, te zakonitost spolnosti kroz trogodišnja fenološka opažanja.

2. MATERIJAL I METODE RADA

2.1. PODRUČJE ISTRAŽIVANJA

2.1.1. Klonska sjemenska plantaža poljskog jasena u Čazmi

Klonska sjemenska plantaža poljskog jasena osnovana je 2007. godine na području UŠP Bjelovar, Šumarije Čazma, lokalitet Pleščice na površini od 7,3 ha (slika 5, 6, 7). Pripada sjemenskoj regiji gornja Posavina, srednja Hrvatska i Pokuplje. Nalazi se u sklopu GJ Čazmanskih nizinskih šuma (N 45° 44' 47"; E 16° 35' 6"). Plantaža ukupno sadrži 50 klonova, a razmak sadnje iznosi 5 × 5 m. Plus stabla selekcionirana su na osnovu svojih fenotipskih karakteristika u Šumarijama: Čazma, Garešnica, Vrbovec, Velika Pisanica, Veliki Grđevac i Ivanska (tablica 2). Razmak između selekcioniranih stabala bio je veći od 50 m, čime je isključeno uzorkovanje genetički srodstvenih jedinki (Kajba i sur. 2008). Shema rasporeda klonova (rameta) unutar plantaže predstavlja klasičan randomizirani način razmještaja (eng. *Completely Randomized Design*), s tim da je osnovno pravilo da pripadajuće ramete istoga klona moraju biti međusobno što udaljenije iz razloga negativne polinacije, odnosno mogućeg oprašivanja u srodstvu (slika 10).



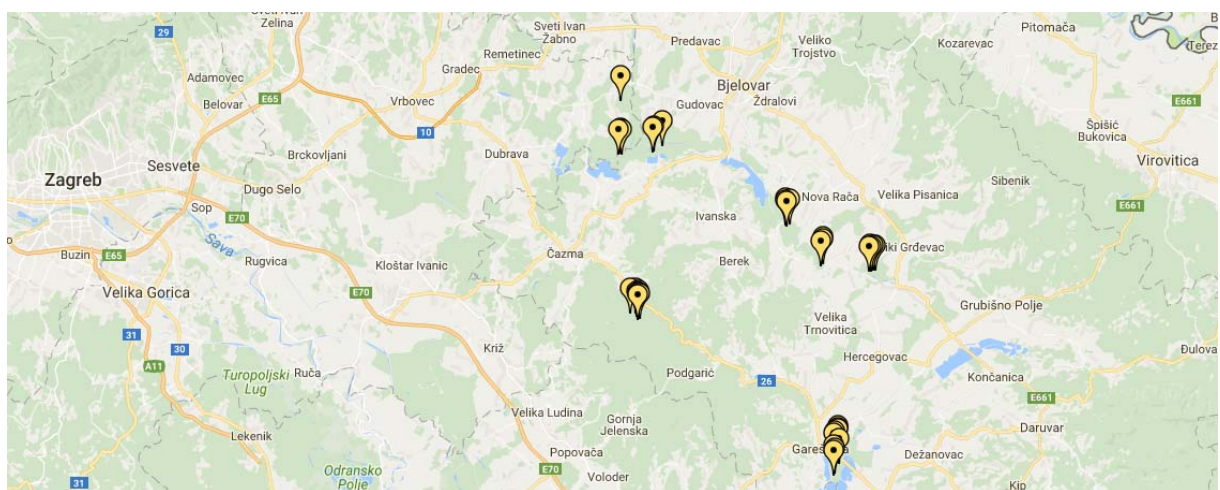
Slika 5. Lokacija klonske sjemenske plantaže poljskog jasena u Čazmi

Područje Grada Čazme pripada, klimi umjerenog kišnog tipa u kojem srednja temperatura najhladnijeg mjeseca iznosi između -3 °C i 18 °C. Srednja temperatura najtoplijeg mjeseca nije veća od 22 °C. Padaline su podjednako raspoređene tijekom cijele godine, s tim da manje količine padnu u hladnom dijelu godine. Tijekom godine izražena su dva maksimuma padalina; rano ljeto i kasna jesen. Za područje se koriste usporedni podaci prikupljeni u

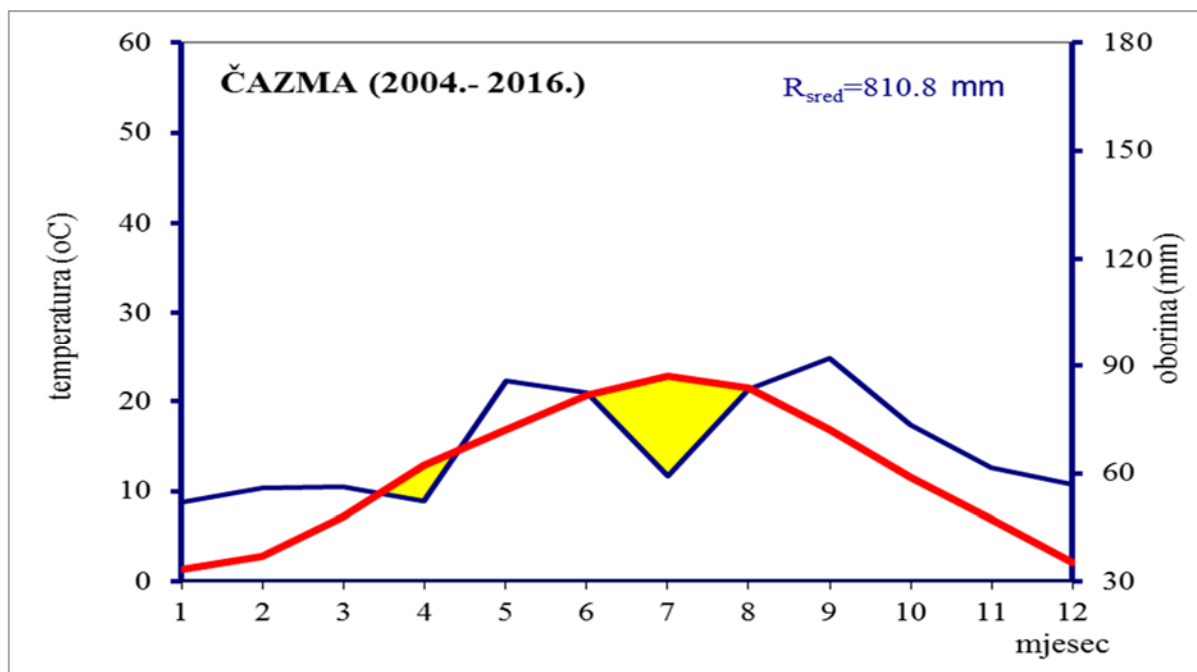
meteorološkoj postaji Čazma i ostalim postajama na području Bjelovarsko-bilogorske županije. Prvi snijeg na tlu može se očekivati 25. studenog, a posljednji 24. ožujka. Prosječna godišnja pokrivenost tla snijegom većim od jednog centimetra traje 44 dana. Vjetrovi na području uglavnom su slabi. Prevladavaju vjetrovi sjevernog kvadranta (zastupljeni su sa 24 do 50 %), a zatim južnog kvadranta (zastupljenost 17 do 36%). Olujni vjetrovi veći od 8 B (19 m/s) javljaju se ponekad, najčešće u ljetnim mjesecima (uglavnom u srpanju i kolovozu). Područje je relativno bogato vlagom tijekom cijele godine, a prosječna godišnja vlaga zraka iznosi oko 74 %.



Slika 6. Detalj klonske sjemenske plantaže poljskog jasena u Čazmi

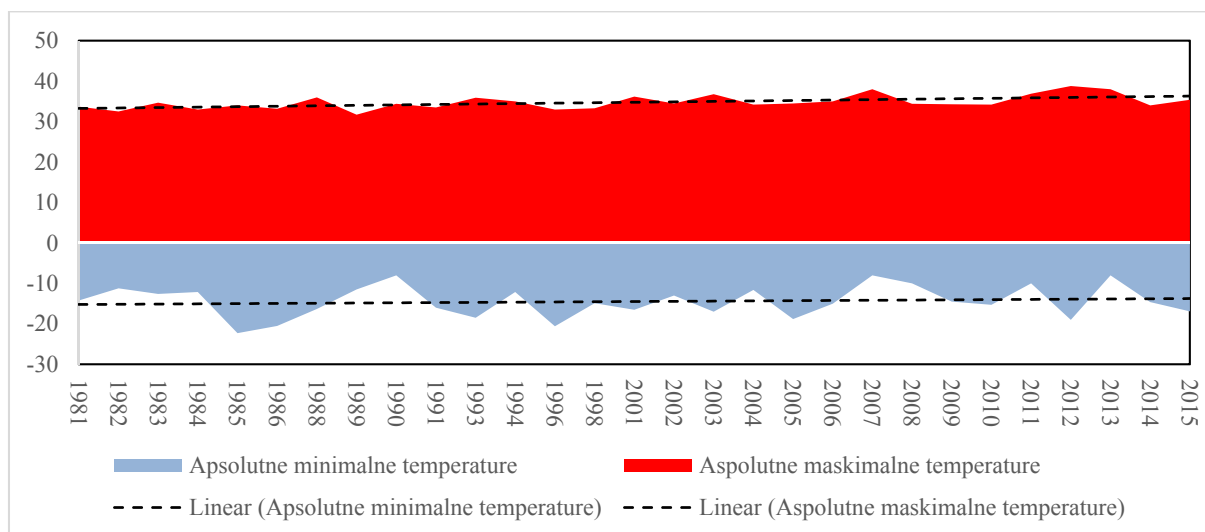


Slika 7. Geografski razmještaj selekcioniranih plus stabala u sjemenskoj regiji gornja Posavina, srednja Hrvatska i Pokuplje



Slika 8. Klimadijagram prema H. Walteru za istraživano područje klonske sjemenske plantaže u Čazmi (izvor: DHMZ)

Slika 8 prikazuje klimadijagram prema H. Walteru za područje istraživanja klonske sjemenske plantaže u Čazmi za razdoblje od 2004. do 2016 godine. Područje karakterizira dva sušna razdoblja. Jedno sušno razdoblje smješteno je od polovine mjeseca ožujka pa do polovine mjeseca travnja, dok je drugo razdoblje smješteno od početka mjeseca lipnja pa do kraja mjeseca srpnja. Srednja godišnja količina oborina iznosi 810,8 mm/m².



Slika 9. Pregled apsolutnih maksimalnih i apsolutnih minimalnih vrijednosti temperatura (1981-2015) za meteorološku postaju Čazma (izvor: DHMZ)

Na slici 9 prikazane su apsolutne maksimalne i apsolutne minimalne vrijednosti temperatura istraživanog područja Čazme i to niz od 1981. do 2015. godine s tim da za neke godine nije

bilo dostupnih podatak u Državnom hidrometeorološkom zavodu (1987., 1992., 1995., 1997. i 1999.) te su te godine izostavljene u grafikonu (DHMZ).

Tablica 2. Podatci o selekcioniranim plus stablima UŠP Bjelovar

OZNAKA PLUS STABLA	ŠUMARIJA	GOSPODARSKA JEDINICA	ODJEL/ODSJEK	VISINA (m)	PRSNI		KOORDINATE
					PROMJER (cm)	STAROST	
CA01	Čazma	Česma	13/b	41,0	69,0	102	45,844527 16,737812
CA02	Čazma	Česma	11/a	38,0	68,0	91	45,838781 16,725273
CA03	Čazma	Česma	11/b	41,5	68,0	91	45,839125 16,727052
CA04	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	14/b	35,0	93,0	82	45,549890 16,956992
CA05	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	14/b	35,0	76,0	82	45,551781 16,959415
CA06	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	14/b	36,0	80,0	82	45,554020 16,956841
CA07	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	12/a	38,0	47,0	86	45,560303 16,964350
CA08	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	12/a	38,0	58,0	86	45,557393 16,963635
CA09	Ivanska	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	75/c	35,0	76,0	100	45,688676 16,706704
CA10	Ivanska	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	75/c	35,0	79,0	100	45,689531 16,708800
CA11	Vrbovec	Bolčanski-Žabljački lug	18/d	41,0	100,0	89	45,884050 16,683652
CA12	Vrbovec	Česma	68/b	37,5	65,0	94	45,836319 16,681096
CA13	Vrbovec	Česma	68/b	41,5	67,0	94	45,837442 16,683866
CA14	Vrbovec	Česma	68/b	41,5	65,0	94	45,836484 16,685738
CA15	Velika Pisanica	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	19/d	24,0	31,0	52	45,736878 16,940974
CA16	Velika Pisanica	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	19/d	25,0	45,0	52	45,738389 16,943461
CA17	Velika Pisanica	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	19/d	25,0	37,0	52	45,740517 16,944127
CA18	Velika Pisanica	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	19/d	25,0	36,0	52	45,739820 16,942200
CA19	Veliki Grdevac	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	55/e	32,0	42,0	51	45,732324 17,002125
CA20	Veliki Grdevac	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	55/e	34,0	39,0	51	45,733679 17,003601
CA21	Veliki Grdevac	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	55/e	28,0	46,0	51	45,732426 17,005258
CA22	Veliki Grdevac	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	54/b	36,0	47,0	51	45,732659 17,008445
CA23	Veliki Grdevac	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	54/b	38,0	50,0	51	45,732830 17,010855
CA24	Velika Pisanica	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	11/b	30,0	40,0	56	45,774992 16,895819
CA25	Velika Pisanica	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	11/b	29,0	46,0	56	45,773572 16,895883
CA26	Velika Pisanica	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	11/b	28,0	35,0	56	45,772682 16,897322
CA27	Velika Pisanica	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	11/b	30,0	46,0	56	45,773250 16,898721
CA28	Velika Pisanica	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	11/b	33,0	53,0	56	45,773899 16,900770
CA29	Veliki Grdevac	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	54/b	33,0	45,0	51	45,729706 17,008184
CA30	Ivanska	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	74/f	34,0	66,0	112	45,691217 16,706018
CA31	Ivanska	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	74/f	32,0	68,0	112	45,690978 16,707555
CA32	Ivanska	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	74/f	33,0	60,0	112	45,692048 16,705142
CA33	Ivanska	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	74/f	33,0	52,0	112	45,778854 16,873992
CA34	Ivanska	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	74/f	33,0	56,0	112	45,692497 16,706858
CA35	Ivanska	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	71/c	31,0	45,0	100	45,695088 16,697117
CA36	Ivanska	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	71/b	35,0	66,0	100	45,695134 16,702769
CA37	Ivanska	Dugački gaj-Jasenova-Drijež	71/b	33,0	57,0	100	45,777762 16,866711
CA38	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	10/a	36,0	52,0	70	45,565174 16,957749
CA39	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	10/a	35,0	56,0	70	45,566807 16,958302
CA40	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	10/a	31,0	38,0	70	45,569879 16,961593
CA41	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	10/e	34,0	51,0	70	45,569112 16,962473
CA42	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	10/e	29,0	46,0	70	45,570015 16,962667
CA43	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	10/e	33,0	51,0	70	45,571411 16,963191
CA44	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	10/e	33,0	42,0	70	45,570090 16,961598
CA45	Vrbovec	Česma	78/f	39,5	80,0	116	45,839562 16,670637
CA46	Vrbovec	Česma	87/e	36,5	59,0	116	45,837425 16,644789
CA47	Vrbovec	Bolčanski-Žabljački lug	19/b	36,5	61,0	92	45,886041 16,681259
CA48	Vrbovec	Bolčanski-Žabljački lug	19/b	38,5	62,0	92	45,888258 16,685439
CA49	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	12/a	35,0	60,0	89	45,563224 16,962338
CA50	Garešnica	Međuvode-Ilovski lug	12/a	39,0	77,0	89	45,562995 16,967001

2.1.3. Klonska sjemenska plantaža poljskog jasena u Novoj Gradišci

Klonska sjemenska plantaža poljskog jasena osnovana je 2005. godine na području UŠP Nova Gradiška, Šumarije Nova Gradiška na površini od 3,5 ha (slika 11, 12, 13). Pripada sjemenskoj regiji srednje Posavine. Smještena je južno od željezničke pruge Zagreb-Vinkovci u blizini sela Prvča (N 45° 15' 9,0"; E 17° 21' 44,5"). Plantaža ukupno sadrži 56 klonova, a razmak sadnje iznosi 4 × 4 m. Plus stabla selekcionirana su na osnovu svojih fenotipskih karakteristika u gospodarskim jedinicama: Grede Kamare i Krapje Đol (Šumarija Jasenovac), Trstika (Šumarija Novska), Ljeskovače i Podložje (Šumarija Stara Gradiška), iz ukupno 32 odjela/odsjeka (tablica 3). Razmak između selekcioniranih stabala iznosio je više od 50 m, čime je isključeno uzorkovanje genetički srodstvenih jedinki (Kajba i sur. 2008). Shema rasporeda klonova (rameta) unutar plantaže predstavlja klasičan randomizirani način razmještaja (eng. *Completely Randomized Design*), s tim da je osnovno pravilo da pripadajuće ramete istoga klona moraju biti međusobno što udaljenije iz razloga negativne polinacije, odnosno mogućeg oprašivanja u srodstvu (slika 16).

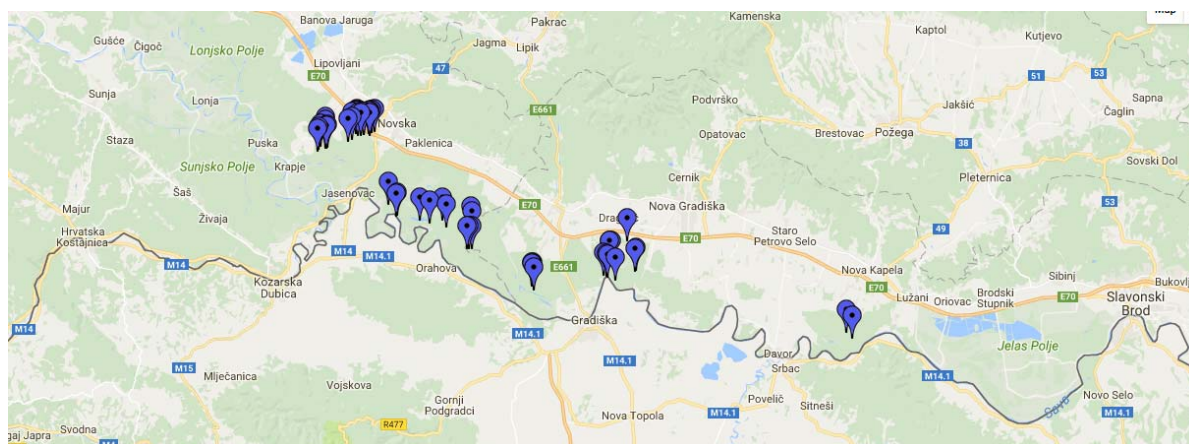


Slika 11. Lokacija klonske sjemenske plantaže poljskog jasena u Novoj Gradišci

Istraživano područje karakterizira umjerena kontinentalna klima, koja je značajno modificirana utjecajem gorskog masiva Psunj, a donekle i Babje gore. Hod temperatura, padalina, insolacije, magle i mrazeva, ukazuje na kontinentalnost, koja je kao takva karakteristična za prijelazno panonsko područje - od središnje Panonske nizine prema južnom peripanonskom području. Zime su u pravilu razmjerno oštre, dok su ljeta vruća. Srednja godišnja temperatura zraka iznosi između 10,5 i 11 °C. Prosječna količina godišnjih padalina je između 813 i 820 mm/m². Mraz je redovita pojava te njegova kasna pojava u proljeće može nanijeti velike štete u voćarstvu, ratarstvu i šumarstvu.

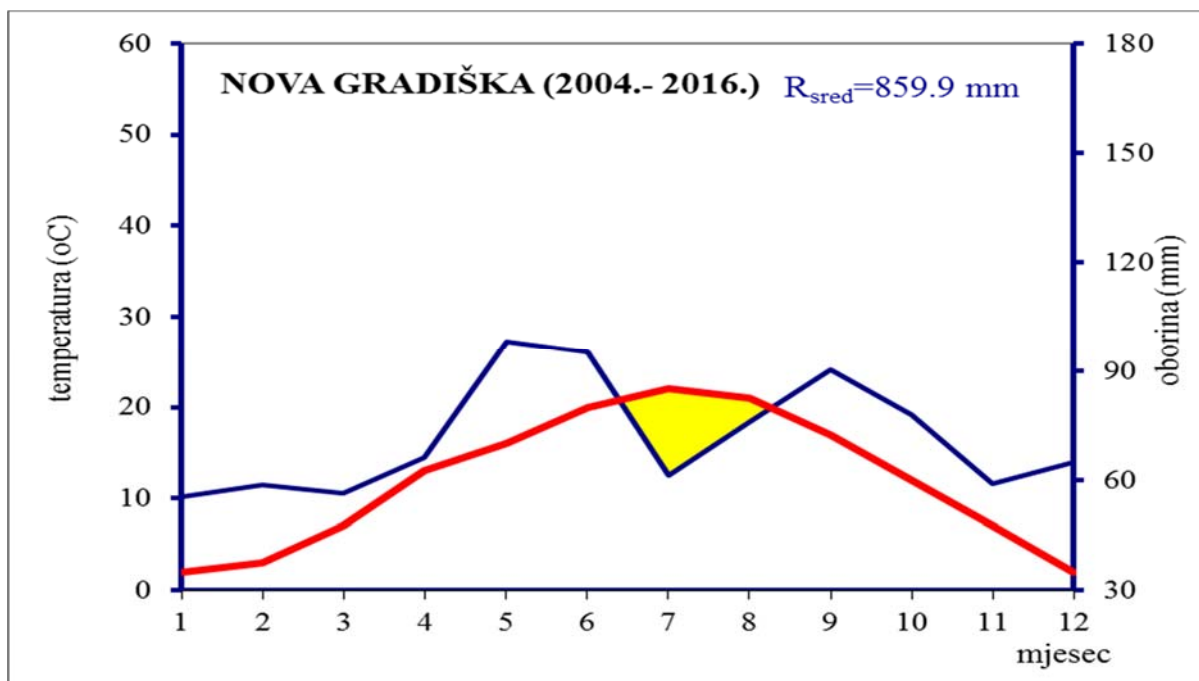


Slika 12. Detalj klonske sjemenske plantaže poljskog jasena u Novoj Gradišci

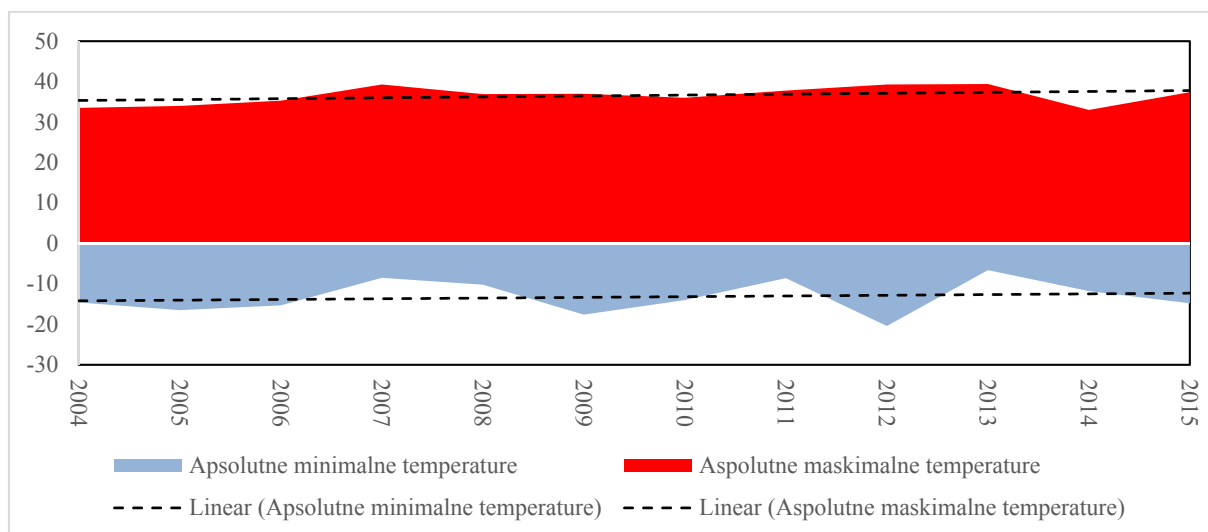


Slika 13. Geografski razmještaj selekcioniranih plus stabala u sjemenskoj regiji donja Posavina

Slika 14 prikazuje klimadijagram prema H. Walteru za područje istraživanja klonske sjemenske plantaže u Novoj Gradišci za razdoblje od 2004. do 2016. godine. Područje karakterizira jedno sušno razdoblje. Sušno razdoblje smješteno je od polovine mjeseca lipnja pa do polovine mjeseca kolovoza. Srednja godišnja količina oborina iznosi 859,9 mm/m².



Slika 14. Klimadijagram prema H. Walteru za istraživano područje klonske sjemenske plantaže u Novoj Gradišci (izvor: DHMZ)



Slika 15. Pregled apsolutnih maksimalnih i apsolutnih minimalnih vrijednosti temperatura (2004-2015) za meteorološku postaju Gorice (izvor: DHMZ)

Na slici 15 prikazane su apsolutne maksimalne i apsolutne minimalne vrijednosti temperatura istraživanog područja Nove Gradiške i to niz za razdoblje od 2004. do 2015. godine (DHMZ).

Tablica 3. Podatci o selekcioniranim plus stablima UŠP Nova Gradiška

OZNAKA PLUS STABLA	ŠUMARIJA	GOSPODARSKA JEDINICA	ODJEL/ODSJEK	VISINA (m)	PRSNI		KOORDINATE	
					PROMJER (cm)	STAROST		
NG01	Jasenovac	Grede Kamare	12/c	37,0	78,0	99	45,248121	16,978252
NG02	Jasenovac	Grede Kamare	15/a	39,5	82,5	99	45,248781	16,979603
NG03	Jasenovac	Grede Kamare	9/c	35,5	83,0	99	45,259813	16,966729
NG04	Jasenovac	Grede Kamare	26/a	39,9	74,1	92	45,243536	17,011450
NG05	Jasenovac	Grede Kamare	30/b	36,8	61,0	92	45,243527	17,043139
NG06	Jasenovac	Grede Kamare	30/b	35,2	64,0	92	45,240635	17,024657
NG07	Jasenovac	Grede Kamare	41/d	33,4	51,0	85	45,237068	17,047642
NG08	Jasenovac	Grede Kamare	61/a	35,2	58,0	75	45,234925	17,082737
NG09	Jasenovac	Grede Kamare	65/b	36,9	67,0	121	45,216350	17,083468
NG10	Jasenovac	Grede Kamare	65/b	38,8	57,0	121	45,216055	17,079234
NG11	Jasenovac	Grede Kamare	65/b	36,1	69,0	121	45,215766	17,076807
NG12	Nova Kapela	Radinje	31/a	32,5	52,0	100	45,133528	17,606308
NG13	Nova Kapela	Radinje	30/b	35,0	64,0	100	45,128253	17,615504
NG14	Novska	Trstika	52/a	34,1	48,0	101	45,331295	16,947316
NG15	Novska	Trstika	40/c	35,9	45,0	105	45,329115	16,940149
NG16	Novska	Trstika	40/c	36,9	70,0	105	45,328706	16,939748
NG17	Novska	Trstika	46/a	34,8	77,0	105	45,330385	16,943276
NG18	Novska	Trstika	40/c	40,6	45,0	105	45,328986	16,940840
NG19	Novska	Trstika	41/d	39,1	69,0	111	45,327078	16,940761
NG20	Novska	Trstika	34/a	36,0	49,0	108	45,328080	16,933357
NG21	Novska	Trstika	34/a	38,1	57,0	108	45,328340	16,932319
NG22	Novska	Trstika	25/c	37,1	72,0	111	45,328828	16,928763
NG23	Novska	Trstika	12/a	35,6	60,0	121	45,328213	16,915993
NG24	Novska	Trstika	8/a	35,6	54,0	131	45,321169	16,910452
NG25	Novska	Trstika	13/a	36,2	47,0	135	45,322764	16,916391
NG26	Novska	Trstika	18/a	32,2	43,0	115	45,330158	16,922819
NG27	Novska	Trstika	18/a	35,1	52,5	115	45,331139	16,922877
NG28	Novska	Trstika	18/a	35,9	49,0	115	45,328518	16,921588
NG29	Novska	Trstika	18/a	36,9	56,0	115	45,328598	16,921446
NG30	Novska	Trstika	26/d	38,4	48,0	120	45,326709	16,929199
NG31	Novska	Trstika	26/c	36,3	57,0	120	45,327048	16,925034
NG32	Novska	Trstika	46/a	35,8	75,0	143	45,330344	16,942690
NG33	Novska	Trstika	40/c	36,6	81,0	105	45,329232	16,941142
NG34	Jasenovac	Krapje Đol	8/a	35,4	68,0	91	45,316152	16,871893
NG35	Jasenovac	Krapje Đol	10/c	36,8	68,0	91	45,313961	16,869603
NG36	Jasenovac	Krapje Đol	10/c	32,4	45,0	91	45,311464	16,868275
NG37	Jasenovac	Krapje Đol	11/a	33,7	53,0	80	45,314029	16,880148
NG38	Jasenovac	Krapje Đol	9/a	31,8	50,0	91	45,314225	16,879099
NG39	Jasenovac	Krapje Đol	7/b	35,6	50,0	91	45,322822	16,879439
NG40	Jasenovac	Krapje Đol	9/a	37,8	48,0	91	45,320603	16,878960
NG41	Jasenovac	Krapje Đol	9/a	36,4	48,0	91	45,315783	16,881950
NG42	Stara Gradiška	Ljeskovače	12/a	35,3	61,0	98	45,180018	17,167143
NG43	Stara Gradiška	Ljeskovače	12/a	38,7	65,0	98	45,179235	17,167104
NG44	Stara Gradiška	Ljeskovače	14/c	36,5	61,0	115	45,175432	17,169996
NG45	Stara Gradiška	Ljeskovače	12/a	33,6	61,0	98	45,180066	17,168834
NG46	Stara Gradiška	Podložje	4/c	35,0	39,0	62	45,187872	17,273800
NG47	Stara Gradiška	Podložje	4/c	40,7	43,0	62	45,188592	17,272442
NG48	Stara Gradiška	Podložje	4/d	37,6	42,0	62	45,189886	17,267908
NG49	Stara Gradiška	Podložje	10/e	35,3	32,0	57	45,184648	17,284758
NG50	Stara Gradiška	Podložje	15/a	40,3	64,0	100	45,223990	17,301212
NG51	Stara Gradiška	Podložje	19/b	36,8	47,0	62	45,194357	17,312684
NG52	Stara Gradiška	Podložje	19/b	33,2	42,0	62	45,193662	17,312311
NG53	Stara Gradiška	Podložje	6/b	28,1	36,0	70	45,201060	17,276216
NG54	Stara Gradiška	Podložje	6/b	32,7	38,0	70	45,201518	17,278781
NG55	Stara Gradiška	Podložje	6/b	32,5	35,0	70	45,201573	17,276171
NG56	Jasenovac	Grede Kamare	61/a	33,5	58,0	75	45,230813	17,083771

							NG35_	NG46_	NG44_
NG38_	NG13_	NG21_	NG19_	NG32_	NG4R_	NG44_	NG54_	NG26R_	NG50_
NG 9_	NG31_	NG28_	NG12_	NG26R_	NG42_	NG25_	NG54_	NG45_	NG 9_
NG23_	NG37_	NG5_	NG3_	NG53_	NG47_	NG29R_	NG47_	NG7_	NG4R_
NG17_	NG31_	NG49_	NG53_	NG50_	NG46_	NG 8_	NG 9_	NG28_	NG22_
NG51_	NG34_	NG11_	NG4R_	NG48_	NG18_	NG17_	NG39_	NG14_	NG34_
NG35_	NG49_	NG28_	NG25_	NG 8_	NG10_	NG50_	NG49_	NG32_	NG26R_
NG35_	NG41_	NG55_	NG28_	NG18_	NG53_	NG 8_	NG24_	NG46_	NG12_
NG19_	NG15_	NG27_	NG17_	NG36_	NG44_	NG 9_	NG 9_	NG 9_	NG33_
NG39_	NG40_	NG42_	NG34_	NG56R_	NG 8_	NG4R_	NG41_	NG22_	NG20_
NG48_	NG 9_	NG13_	NG3_	NG12_	NG12_	NG13_	NG27_	NG22_	NG32_
NG25_	NG39_	NG54_	NG38_	NG11_	NG24_	NG29R_	NG11_	NG43_	NG10_
NG42_	NG16_	NG29R_	NG16_	NG4R_	NG38_	NG55_	NG18_	NG45_	NG23_
NG19_	NG42_	NG14_	NG11_	NG4R_	NG41_	NG56R_	NG39_	NG13_	NG26R_
NG22_	NG10_	NG13_	NG13_	NG1_	NG56R_	NG48_	NG7_	NG42_	NG30_
NG35_	NG50_	NG20_	NG 8_	NG16_	NG37_	NG21_	NG18_	NG12_	NG39_
NG1_	NG29R_	NG22_	NG23_	NG30_	NG15_	NG20_	NG54_	NG40_	NG4R_
NG40_	NG44_	NG41_	NG47_	NG50_	NG21_	NG31_	NG21_	NG32_	NG27_
NG15_	NG 8_	NG14_	NG7_	NG42_	NG47_	NG46_	NG4R_	NG49_	NG56R_
NG19_	NG41_	NG20_	NG46_	NG32_	NG13_	NG39_	NG1_	NG41_	NG10_
NG54_	NG48_	NG50_	NG30_	NG16_	NG33_	NG5_	NG28_	NG51_	NG51_
NG43_	NG56R_	NG19_	NG43_	NG54_	NG54_	NG14_	NG51_	NG23_	NG36_
NG36_	NG29R_	NG 8_	NG2_	NG24_	NG28_	NG56R_	NG54_	NG12_	NG42_
NG4R_	NG6R_	NG46_	NG36_	NG23_	NG22_	NG16_	NG30_	NG29R_	NG17_
NG17_	NG39_	NG29R_	NG15_	NG23_	NG17_	NG37_	NG3_	NG48_	NG31_
NG2_	NG52_	NG41_	NG6R_	NG39_	NG35_	NG32_	NG43_	NG7_	NG3_
NG47_	NG34_	NG44_	NG22_	NG29R_	NG6R_	NG31_	NG40_	NG32_	NG10_
NG6R_	NG47_	NG19_	NG16_	NG43_	NG21_	NG56R_	NG16_	NG17_	NG54_
NG47_	NG29R_	NG53_	NG5_	NG26R_	NG23_	NG14_	NG10_	NG32_	NG29R_
NG43_	NG 8_	NG43_	NG42_	NG12_	NG1_	NG19_	NG27_	NG24_	NG48_
NG52_	NG43_	NG24_	NG2_	NG40_	NG29R_	NG32_	NG46_	NG48_	NG34_
NG13_	NG33_	NG29R_	NG43_	NG52_	NG19_	NG56R_	NG42_	NG27_	NG24_
NG1_	NG41_	NG52_	NG47_	NG1_	NG18_	NG25_	NG50_	NG4R_	NG1_
NG21_	NG49_	NG7_	NG15_	NG18_	NG35_	NG40_	NG49_	NG36_	NG18_
NG22_	NG12_	NG45_	NG43_	NG6R_	NG30_	NG20_	NG14_	NG14_	NG43_
NG49_	NG36_	NG1_	NG38_	NG34_	NG45_	NG24_	NG23_	NG15_	NG48_
NG6R_	NG22_	NG17_	NG27_	NG42_	NG39_	NG30_	NG18_	NG32_	NG16_
NG56R_	NG11_	NG5_	NG7_	NG33_	NG12_	NG49_	NG5_	NG30_	NG53_
NG5_	NG50_	NG26R_	NG45_	NG55_	NG36_	NG47_	NG26R_	NG27_	NG14_
NG29R_	NG51_	NG 9_	NG39_	NG35_	NG5_	NG50_	NG12_	NG5_	NG49_
NG16_	NG45_	NG3_	NG41_	NG41_	NG43_	NG33_	NG 8_	NG2_	NG46_
NG46_	NG40_	NG32_	NG7_	NG55_	NG 9_	NG3_	NG33_	NG53_	NG 9_
NG54_	NG35_	NG38_	NG6R_	NG43_	NG49_	NG12_	NG1_	NG38_	NG11_
NG28_	NG2_	NG48_	NG21_	NG 8_	NG25_	NG37_	NG 9_	NG36_	NG13_
NG49_	NG19_	NG53_	NG31_	NG47_	NG51_	NG7_	NG36_	NG35_	NG48_
NG24_	NG47_	NG18_	NG38_	NG5_	NG41_	NG17_	NG25_	NG19_	NG18_
NG10_	NG25_	NG55_	NG30_	NG42_	NG16_	NG26R_	NG17_	NG1_	NG52_
NG22_	NG20_	NG16_	NG42_	NG23_	NG1_	NG31_	NG40_	NG44_	NG37_
NG10_	NG55_	NG27_	NG20_	NG31_	NG11_	NG10_	NG19_	NG25_	NG29R_
NG32_	NG21_	NG29R_	NG25_	NG 8_	NG33_	NG17_	NG54_	NG33_	NG28_
NG44_	NG 9_	NG 8_	NG30_	NG52_	NG3_	NG 8_	NG48_	NG35_	NG32_
NG34_	NG24_	NG23_	NG21_	NG28_	NG41_	NG6R_	NG32_	NG25_	NG14_
NG49_	NG26R_	NG19_	NG36_	NG13_	NG34_	NG48_	NG42_	NG19_	NG12_
NG2_	NG34_	NG12_	NG25_	NG47_	NG48_	NG10_	NG5_	NG12_	NG32_
NG10_	NG42_	NG29R_	NG40_	NG38_	NG20_	NG28_	NG33_	NG24_	NG50_
NG53_	NG35_	NG21_	NG28_	NG48_	NG51_	NG19_	NG55_	NG26R_	NG28_
NG20_	NG45_	NG7_	NG11_	NG49_	NG35_	NG10_	NG22_	NG26R_	NG54_
NG56R_	NG52_	NG39_	NG21_	NG45_	NG22_	NG3_	NG17_	NG43_	NG24_
NG56R_	NG56R_	NG13_	NG15_	NG6R_	NG54_	NG56R_	NG31_	NG50_	NG40_
NG39_	NG6R_	NG23_	NG33_	NG34_	NG30_	NG17_	NG2_	NG5_	NG36_
NG27_	NG4R_	NG31_	NG21_	NG20_	NG46_	NG53_	NG40_	NG 8_	NG51_
NG3_	NG1_	NG38_	NG33_	NG38_	NG36_	NG39_	NG54_	NG55_	NG26R_
NG 8_	NG28_	NG27_	NG53_	NG44_	NG51_	NG21_	NG48_	NG11_	NG53_
NG45_	NG 8_	NG40_	NG37_	NG53_	NG6R_	NG37_	NG31_	NG31_	NG3_
NG55_	NG 8_	NG45_	NG17_	NG55_	NG 9_	NG39_	NG52_	NG12_	NG20_
NG15_	NG12_	NG50_	NG14_	NG13_	NG2_	NG39_	NG4R_	NG50_	NG15_
NG2_	NG53_	NG28_	NG46_	NG23_	NG19_	NG3_	NG21_	NG38_	NG37_
NG14_	NG36_	NG42_	NG51_	NG49_	NG54_	NG37_	NG39_	NG52_	NG38_
NG50_	NG37_	NG37_	NG7_	NG11_	NG41_	NG25_	NG45_	NG6R_	NG4R_
NG16_	NG33_	NG40_	NG17_	NG35_	NG46_	NG42_	NG51_	NG46_	NG32_
NG21_	NG20_	NG26R_	NG47_	NG51_	NG36_	NG52_	NG24_	NG48_	NG14_
NG35_	NG10_	NG30_	NG45_	NG16_	NG24_	NG34_	NG10_	NG36_	NG4R_
NG45_	NG40_	NG35_	NG46_	NG40_	NG27_	NG52_	NG37_	NG35_	NG33_
NG47_	NG6R_	NG11_	NG25_	NG38_	NG56R_	NG20_	NG26R_	NG42_	NG51_

Slika 16. Shema fenoloških opažanja u KSP Nova Gradiška

2.3. ISTRAŽIVANE MOLEKULARNE ANALIZE

2.3.1. Prikupljanje biljnog materijala

Sakupljanje biljnog materijala u klonskim sjemenskim plantažama obavljeno je u proljeće 2015. godine. Uzorkovalo se na način da su uzimane samo mlade liske (L5 faza) te su sa svakog klona, sigurnosti radi uzete po dvije liske. Lišće je spremno u filter vrećice za čaj (Profissimo, Tee-Filter Grosse) (slika 17), a zatim u kuverte (12.5 × 17.6 cm), te su pohranjene u prijenosni auto frižider. Po dolasku s terena uzorci su odloženi u zamrzivač (na -20 °C). Nakon dva dana uzorci su podvrgnuti procesu liofilizacije (Christ Beta 1-4) u laboratoriju Zavoda za oplemenjivanje bilja, genetiku i biometriku Agronomskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu. Liofilizirani uzorci vakumirani su radi izbjegavanja povratka vlage u isušene uzorke do početka postupka izolacije ukupne stanične DNK.



Slika 17. Prikupljanje biljnog materijala iz klonskih sjemenskih plantaža

2.3.2. Izolacija i analiza ukupne stanične DNK

Izolacija ukupne stanične DNK

Izolacija ukupne stanične DNK provedena je u laboratoriju Zavoda za oplemenjivanje bilja, genetiku i biometriku Agronomskog fakuleta Sveučilišta u Zagrebu. Za potrebe izolacije ukupne stanične DNK korišten je DNeasy Plant Mini Kit (250) izolacijski komplet (Qiagen®). Postupak izolacije identičan je protokolu koji dolazi uz izolacijski komplet (<https://www.qiagen.com/hr/resources>) bez ikakvih izmjena niti u jednom koraku protokola izolacije. Nakon završetka postupka izolacije, izolirana ukupna stanična DNK istraživanih klonova iz klonskih sjemenskih plantaža spremljena je u hladnjak na -20 °C.

Analiza ukupne stanične DNK

Nakon izolacije ukupne stanične DNK pristupilo se utvrđivanju koncentracije izolata pri čemu se koristio uređaj spektrofotometar NanoDrop ND-1000 (Thermo Scientific). Prednost ovog uređaja je što ne zahtjeva veliku količinu DNK (0,5-2 µl) za utvrđivanje koncentracije, i ne zahtjeva dodatni set kemikalija. Uređaj je kalibriran pomoću AE otopine za oslobađanje DNK molekula s kolone koja je korištena prilikom izolacije DNK.

U sljedećem koraku pristupilo se umnožavanju mikrosatelitnih regija lančanom reakcijom polimeraze (PCR). Prije samog procesa umnožavanja primeri su razrijeđeni na način da je 10 µl primera pomješano sa 240 µl H₂O. Zatim se pripremio MIX sastava: 322,6 µl H₂O, 576,00 µl 2x Type it Multiplex Mix, 57,6 µl Primer-F, 57,6 µl Primer-R. Nakon svega pomješalo se 25 µl MIX-a sa 1 µl izolirane DNK te se provelo umnožavanje mikrosatelitnih regija. U procesu PCR umnožavanja korišten je uređaj MJ Research PTC-200 Thermal Cycler – GMI i to prema programu koji se sastoji od inicijalnog koraka denaturacije 5 minuta na 95 °C, nakon čega je uslijedilo 28 ciklusa kako slijedi: 30 sekundi na 95 °C (denaturacija), 90 sekundi na temperaturi karakterističnoj za pojedinu početnicu (sparivanje), 30 sekundi na 72 °C (produljivanje), elongacija od 30 minuta na 60 °C, te hlađenje na 4 °C. Za provjeru rezultata umnoženih mikrosatelitnih produkata korištena je elektroforeza na agaroznom gelu.

Umnoženi mikrosateliti detektirani su kapilarnom elektroforezom uz pomoć automatskog sekvencera Beckman Coulter CEQ Genetic Analysis System prilikom čega je korišteno osam mikrosatelitnih biljega prethodno razvijenih za obični jasen: Femsatl 4, Femsatl 8, Femsatl 10, Femsatl 11, Femsatl 16, FR639485, FR646655, M2-30 (Beatty i sur. 2015; Brachet i sur. 1999; Lefort i sur. 1999). Nakon završene kapilarne elektroforeze dobiveni rezultati bili su

vidljivi u obliku .cqs ekstenzije, te su očitavanja urađena u programskom paketu GenomeLab™ GeXP Genetic Analysis System.

2.3.3. Statistička obrada podataka

2.3.3.1. Deskriptivna statistika

Deskriptivna statistika računata je radi boljeg razumijevanja informativnosti korištenih mikrosatelitnih biljega, te genetičke raznolikosti unutar i između istraživanih sjemenskih regija.

Informativnost korištenih mikrosatelitnih biljega procjenjena je na temelju ukupnog broja alela po biljegu (N_a), ukupnog broja genotipova po biljegu (N_g), zapažene heterozigotnosti (H_o), očekivane heterozigotnosti (H_E), te informacijskog sadržaja polimorfizma (PIC).

Zapažena heterozigotnost (*observed heterozygosity*; H_o) predstavlja udio heterozigotnih jedinki u analiziranim populacijama (sjemenskim regijama).

Očekivana heterozigotnost (*expected heterozygosity*; H_E) predstavlja udio jedinki u populaciji (sjemenskoj regiji) koje bi bile heterozigotne nakon jedne generacije nasumične oplodnje (panmiksije), odnosno vjerojatnost da su dva nasumično odabrana alela iz populacije (sjemenske regije) međusobno različita.

$$H_E = \frac{n}{n-1} \left(1 - \sum_{i=1}^I p_i^2 - \frac{H_o}{2n} \right)$$

gdje je: H_E – nepristrana genetska raznolikost po Neiju; n – veličina uzorka; p_i – učestalost alela i u populaciji; I – ukupan broj alela; H_o – zapažena heterozigotnost.

Informacijski sadržaj polimorfizma (*Polymorphism Information Content*; PIC) (Botstein i sur. 1980) kao mjerilo alelne raznolikosti predstavlja udio informativnog potomstva, odnosno vjerojatnost da će se genotip potomstva moći upotrijebiti u svrhu saznanja od kojeg roditelja potječu pojedini aleli. Informacijski sadržaj polimorfizma procjenjuje se prema formuli:

$$PIC = 1 - \sum_{i=1}^I p_i^2 - 2 \sum_{i=j+1}^I \sum_{j=1}^{I-1} p_i^2 p_j^2$$

gdje je: p_i – učestalost alela i u populaciji; I – ukupni broj alela.

Za svaku analiziranu sjemensku regiju izračunat je prosječan broj alela (N_{av}), alelno bogatstvo (N_{ar}), broj jedinstvenih alela (N_{pr}), te zapažena (H_o) i očekivana heterozigotnost (H_E).

Alelno bogatstvo (*allelic richness*) predstavlja procjenu prosječnog broja alela neovisnu o veličini uzorka svođenjem svih uzoraka (u ovom slučaju sjemenskih regija) na veličinu najmanjeg uzorka (El Mousadik i Petit 1996; Petit i sur. 1998). Alelno bogatstvo je procijenjeno upotrebom rarefakcijskog indeksa (Hurlbert 1971) prema formuli:

$$N_{ar} = \sum_{i=1}^{n_i} \left[1 - \frac{\binom{2N - N_i}{2n}}{\binom{2N}{2n}} \right]$$

gdje je: N – broj uzorkovanih jedinki; $2N$ – broj uzorkovanih alela; N_i – broj alela i u populaciji; n – broj poduzorkovanih jedinki (veličina najmanjeg uzorka u analizi); $2n$ – broj poduzorkovanih alela.

Jedinstveni aleli (*private alleles*) su definirani kao aleli koji se pojavljuju u jedinkama samo jedne od dviju analiziranih regija.

Za izračun deskriptivnih statističkih parametara korišteni su sljedeći programski paketi: PowerMarker 3.23 (Liu i Muse 2005); GenAlEx 6.5 (Peakall i Smouse 2006, 2012); FSTAT 2.9.3.2 (Goudet 2002); Genepop 4.0 (Raymond i Rousset 1995).

2.3.3.2. Nul-aleli

Uslijed mutacija na mjestima priliaganja mikrosatelitnih početnica moguće je pretpostaviti da nisu svi aleli u analiziranim populacijama umnoženi. Takovi aleli nazivaju se nul-alelima (*nul alleles*), a njihovo postojanje dovodi do krive procjene udjela heterozigotnih jedinki u populaciji i time do prividnog manjka heterozigota. Postojanje nul-alela moguće je statistički utvrditi, te procijeniti njihov udio u analiziranim populacijama.

Ispitivanje mogućeg postojanja nul-alela procjenjena je pomoću formule po Brookfieldu (Brookfield 1996) u programskom paketu Micro-Checker 2.2.3 (Van Oosterhout i sur. 2004).

2.3.3.3. Analiza glavnih koordinata

Analiza glavnih koordinata ili multidimenzionalno skaliranje (eng. *Principal Coordinate Analysis – PCoA*) je metoda istraživanja i vizualizacije sličnosti ili razlika (euklidska udaljenost) u setu analiziranih podataka te prikazivanja istih u dvo ili trodimenzionalnom

prostoru. Slična je analizi glavnih komponenata (PCA) no za razliku od analize glavnih koordinata, analiza glavnih komponenata osim euklidske koristi i X^2 (chi-squared) udaljenost između istraživanih objekata.

Analiza glavnih koordinata provedena je u programskom paketu GenAlEx 6.5 (Peakall i Smouse 2006, 2012).

2.3.3.4. Mjerila genetičke udaljenosti

Genetička udaljenost je kvantitativna procjena genetičke divergencije između populacija, DNK sekvenci, jedinki, vrsta ili viših taksonomskih jedinica. Odnosno, predstavlja vrijeme koje je proteklo od kada su se dvije ili više populacija razvile/razdvojile iz jedinstvene ishodišne populacije (Weir 1996).

Generalno promatrano genetičku udaljenost možemo grubo podijeliti na dvije skupine pri čemu se prva skupina temelji na alelnim učestalostima (*function of allele frequencies*) dok se druga temelji na supstituciji broja nukleotida (*number of nucleotide substitutions*). Metode genetičke udaljenosti temeljene na alelnim učestalostima dijelimo na evolucijska mjerila udaljenosti i geometrijska mjerila udaljenosti.

Uobičajena evolucijska mjerila udaljenosti su:

- standardna genetička udaljenost po Nei-u (Nei 1972);
- Nei-eva nepristrana udaljenost (Nei 1978);
- Hillisova udaljenost (Hillis 1984);
- Hillisova nepristrana udaljenost (Swofford i Olsen 1990).

Od geometrijskih mjerila udaljenosti najčešće se koriste:

- Rogersova udaljenost (Rogers 1972);
- lučna udaljenost (Cavalli-Sforza i Edwards 1967);
- tetivna udaljenost (Cavalli-Sforza i Edwards 1967).

Programski paketi korišteni u ovu svrhu su: Populations 1.2.30 (Langella 2002) i FigTree 1.4.2 (Rambaut 2014).

2.3.3.5. Analiza molekularne varijance

Kada je populacija geografski podjeljena na izolirane podpopulacije/subpopulacije vjerojatnost manjeg učešća heterozigota nego u većoj nerascjepkanoj populaciji je veća. Zbog promjena u frekvencijama gena manjih i/ili izoliranih populacija nastaje diferencijacija tih populacija u odnosu na druge veće i cjelovitije.

Razlike, odnosno pad heterozigotnosti uslijed geografskog razdvajanja populacija može se kvantificirati po F statistici (Wright 1949), u praksi je poznatije kao fiksacijski indeks. F statistika se temelji na matematičkim modelima genetičke diferencijacije populacija koji se zasniva na korelaciji između alela individua u populaciji. Predstavlja razdvajanje glavne populacije na nekoliko subpopulacija tijekom vremena i opisuje diferencijaciju u populaciji na nekoliko razina: u subpopulaciji (F_{IS}), između subpopulacija (F_{ST}), te u cjelokupnoj populaciji (F_{IT}) (Hartl i Clark 1997).

$$F_{IS} = \frac{(H_S - H_I)}{H_S}; F_{ST} = \frac{(H_T - H_S)}{H_T}; F_{IT} = \frac{(H_T - H_I)}{H_T}$$

FIS – koeficijent inbridinga; FST – fiksacijski indeks; FIT – cjelokupni fiksacijski indeks; HS – srednja vrijednost zapažene heterozigotnost po jedinkama unutar populacija; HT – srednja vrijednost očekivane heterozigotnosti unutar populacija; HI – očekivana heterozigotnost u slučaju nasumične oplodnje.

Analiza molekularne varijance (AMOVA) (Excoffier i sur. 1992) je zbog svoje prilagodljivosti različitim tipovima podataka, oslobođenosti od pretpostavki parametarske statistike i mogućnosti testiranja hipoteza postala najkorištenijom metodom za procjenu diferenciranosti populacijskih struktura na molekularnom nivou. Temelj analize molekularne varijance je mogućnost razdiobe matrice genetskih udaljenosti između jedinki na njezine sastavne dijelove, a ovisno o hijerarhijskom grupiranju pri čemu se suma kvadrata zapisuje kao suma kvadrata razlika svih parova opservacija (Li 1976). Jedinke se mogu grupirati po različitim kriterijima u više hijerarhijskih razina (populacije, regije i sl.). Signifikantnost pretpostavljenih hijerarhijskih razina strukture možemo utvrditi izračunom parametra ϕ koji se prilikom izračuna jednosmjerne analize molekularne varijance (one-way AMOVA) izračunava prema formuli:

$$\phi = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_T^2}$$

gdje je: σ_a^2 - sastavnica varijance uzrokovana razlikama između populacija; σ_T^2 - ukupna varijanca.

Analiza molekularne varijance računata je u programskom paketu Arlequin 3.5 (Excoffier i sur. 2005).

2.3.3.6. Bayesovska analiza populacijske strukture

Bayesovska analiza (Bayes 1763) sa svrhom bolje predodžbe genetičke strukture istraživanih populacija s molekularnim biljezima kao ulaznim vrijednostima, privlači veliki interes u svijetu biologije već nekoliko godina. U klasičnom pristupu statističkih modela pretpostavljamo da je parametar nepoznata konstanta, a da podaci predstavljaju realizaciju slučajnog uzorka. Kod Bayesovske metode uzimamo da je parametar koji još ne znamo slučajan, a podaci koje smo dobili konstantni. Postojeća znanja (priors) prilagođavaju se temeljem vjerodostojnosti izračunate iz podataka kako bi se dobili novi zaključci (posterior). Bayesov model pretpostavlja uvjetnu vjerojatnost, odnosno određuje vjerojatnost događaja B uvjetovanu događajem A i koristi se kako bi se procjenila vjerojatnost da su podaci dobiveni iz populacije opisane pretpostavljenim parametrima.

Svrha Bayesovske analize populacijske strukture je razvrstavanje jedinki u optimalan broj skupina pod pretpostavkom da su formirane skupine u Hardy-Weinbergovoj ravnoteži, a isto tako da postoji ravnoteža vezanosti gena (*linkage equilibrium*). Nakon što izračunamo optimalan broj skupina (K), a na osnovu izlaznih podataka nakon analize, moguće je izračunati udio genoma svake jedinke koji potječe iz određene skupine. Analiza se temelji na Bayesovskom teoremu:

$$\Pr(H|D) = \frac{\Pr(D|H)\Pr(H)}{\Pr(D)}$$

gdje je: $\Pr(H|D)$ - posteriorna vjerojatnost hipoteze H uz dane podatke D ; $\Pr(D|H)$ - uvjetna vjerojatnost podataka D uz danu hipotezu H ; $\Pr(H)$ – priorna vjerojatnost hipoteze H ; $\Pr(D)$ - marginalna vjerojatnost podataka D .

Analiza je provedena po sljedećim parametrima:

- pretpostavljeno postojanje od 1 do 15 skupina (K=1-15);
- 10 neovisnih prohoda (*run*);

- 500 000 ponavljanja tijekom razdoblja zagrijavanja lanca (*burn-in*);
- 2 000 000 ponavljanja algoritma Markovljev Lanac Monte Carlo (*MCMC*);
- mješovito podrijetlo jedinki (*admixture model*).

Za provedbu iznad navedenih analiza korišteni su slijedeći programski paketi: Structure 2.3.3 (Falush i sur. 2003, 2007; Hubisz i sur. 2009; Pritchard i sur. 2000) i Structure harvester (Earl i von Holdt 2012).

2.4. ISTRAŽIVANA KVANTITATIVNA SVOJSTVA

2.4.1. Prikupljanje i obrada podataka

Istraživanje kvantitativnih parametara bazirano je za fenološko svojstvo listanja. U tu svrhu upotrebljeni su fenološki podaci prikupljeni kroz tri sukcesivne vegetacijske godine (2014., 2015. i 2016.) u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška (vidi poglavlje 2.5.1.). Podaci su prikupljeni na uzorku od 368 biljaka (ukupno 92 klona sa četiri ramete po klonu).

2.4.2. Statistička obrada podataka

2.4.2.1. Komponente varijanci

Većina svojstava od važnosti za šumarsku struku odlikuju se kontinuiranom varijabilnošću i nazivamo ih kvantitativnim svojstvima. Skupimo li podatke o nekom kvantitativnom svojstvu i unesemo li prikupljene vrijednosti kroz grafički prikaz kako bismo predočili frekvenciju istraživanog svojstva u odnosu na broj jedinki na kojima smo vršili mjerenja, hipotetski ćemo dobiti normalnu distribuciju izmjerenih podataka (Snedecor i Cochran 1967). Normalna raspodjela (frekvencija) podataka sugerira nam da je najveća količina izmjerenih podataka koncentrirana oko prosjeka populacije. Osnovni parametar koji možemo isčitati iz grafikona distribucija je njegova aritmetička sredina (\bar{x}).

$$\bar{x} = \frac{(\sum x_i)}{n}$$

gdje je: \bar{x} – aritmetička sredina; x_i – individualno očitavanje; n – broj jedinki.

Srednja vrijednost je samo mjera prosjeka određenoga istraživanog svojstva u populaciji, no ona nam ne daje dovoljnu informaciju o rasponu i širini svih prikupljenih podataka istog svojstva. U tu svrhu potrebno je procijeniti varijancu populacije na temelju uzorka.

$$s^2 = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n - 1}$$

gdje je: s^2 – varijanca populacije na temelju uzorka; x_i – individualna vrijednost; n – broj jedinki

Parametri srednje vrijednosti i varijance služe za opisivanje populacijske strukture, no ni oni sami za sebe nisu dovoljni (Talbert 1984). Bolje razumijevanje populacijske strukture zahtjeva i razdjelbu varijanci na njihove komponente (Mandal i Gibson 2002). S druge strane ekspresija fenotipskih svojstava nije uvjetovana isključivo genetičkim nasljeđem (genotipom),

već u određenoj mjeri formiranje fenotipa ovisi i o okolišu u kojoj jedinka ili populacija obitava.

Stoga vrijedi definicija da je fenotip organizma jednak sinergiji unutarnjeg nasljeđa (genotipa) i okoliša:

$$F = G + O \quad \text{ili} \quad \sigma_F^2 = \sigma_G^2 + \sigma_O^2$$

Radi detaljnijeg razumijevanja populacijske strukture genotipska varijanca se dijeli na tri komponente: aditivnu (σ_A^2), dominancu (σ_D^2) i interakciju (σ_I^2), iz čega slijedi da je fenotipska varijanca jednaka zbroju aditivne varijance, varijance dominacije, varijance interakcije i okolišne varijance.

$$\sigma_F^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_O^2$$

Okolišna varijanca (σ_O^2) je fenotipska varijabilnost uvjetovana različitim okolišnim uvjetima među istraživanim jedinkama (Hartl i Jones 1998).

2.4.2.2. Nasljednost

Nasljednost (ili heritabilnost) opisuje koji udio roditeljskih svojstava se nasljeđuje. Drugim riječima, nasljednost je onaj dio nasljednosti uvjetovan isključivo genetskim nasljeđem bez prisutnosti okolišnog utjecaja. Nasljednost se kreće u rasponu od 0 do 1, pri čemu bi vrijednost nula značila da je svojstvo pod potpunom kontrolom okolišnog utjecaja, dok bi vrijednost 1 značila da je svojstvo pod 100 % kontrolom genetskog nasljeđa. Nasljednost se može sagledavati na dva različita načina, ovisno o tipu genetičke varijance s kojom računamo, tako da s jedne strane imamo nasljednost u širem smislu (broad-sense heritability; H^2) dok s druge strane imamo nasljednost u užem smislu (narrow-sense heritability; h^2).

Nasljednost u širem smislu predstavlja omjer između ukupne genetske varijance i fenotipske varijance (Falconer 1989):

$$H^2 = \frac{(\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2)}{(\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2)}$$

Nasljednost u širem smislu računa se u onim slučajevima u kojima možemo iskoristiti prednosti neaditivne komponente, kao što su na primjer kulture ili plantaže u kojima su biljke vegetativno razmnožene.

Nasljednost u užem smislu predstavlja omjer između aditivne genetske varijance i fenotipske varijance:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{(\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2)}$$

Delta metoda se koristi za procjenu mnogih genetičkih parametara čija se osnova temelji na odnosu varijanci i kovarijanci, kao što je i sama nasljednost. Model je dobar za aproksimaciju računanja odnosa varijanci, jer kalkulira sa svim informacijama iz zadanog trenutka. Na osnovu fenoloških podataka, kao ulaznih podataka za računanje, varijanca nasljednosti računata je po prethodno opisanoj metodi kako slijedi iz formule:

$$H^2 = (H^2) \times \left(\left(\frac{\text{var}\sigma_G^2}{(\sigma_G^2)^2} \right) + \left(\frac{\text{var}\sigma_P^2}{(\sigma_P^2)^2} \right) - \left(\frac{2\text{cov}\sigma_G^2\sigma_P^2}{(\sigma_G^2 \times \sigma_P^2)} \right) \right)$$

gdje je: σ^2 – varijanca; $\text{var}\sigma^2$ – varijanca varijance; $(\sigma_G^2)^2$ – kvadrat varijance;
 $\text{cov}\sigma_G^2\sigma_P^2$ – kovarijanca varijanci G i P .

2.4.2.3. Vrijednost adaptacijske prilagodbe

Genetičari koji proučavaju evolucijske i ekološke procese u svojim istraživanjima koriste se relativnim procjenama genetičkih varijacija, kako bi dobili uvid i bolje razumijeli dvije vrste problema. Prvo, žele doći do razine saznanja u kojoj će moći predvidjeti sposobnost neke populacije da odgovori prirodnoj ili umjetno izazvanoj selekciji i to nazivaju vrijednošću adaptacijske prilagodbe (engl. *evolvability*). Drugo, žele steći uvid u snagu sile koja održava i iscrpljuje genetičku varijaciju, a o kojoj ovisi vrijednost adaptacijske prilagodbe. Drugim riječima, adaptacijska prilagodba predstavlja nasljedni potencijal za razvoj nove ontogenetske ravnoteže kroz jedan od nekoliko mehanizama koji stvaraju fenotipsku varijabilnost (Pigliucci 2008; Sniegowski i Murphy 2006). Na žalost, veliki broj studija o genetičkoj varijabilnosti na osnovu kvantitativnih parametara iznosi rezultate i usporedbe koje se temelje na vrijednostima nasljednosti, ali malo njih o srednjim vrijednostima istraživanog svojstva ili o varijancama (Houle 1992).

Vrijednost adaptacijske prilagodbe računata je po sljedećoj formuli:

$$E = \frac{\sigma_G}{\bar{x}^2}$$

gdje je: σ_G – genotipska varijanca; \bar{x}^2 – srednja vrijednost promatranog svojstva.

2.5. ISTRAŽIVANA FENOLOŠKA SVOJSTVA

2.5.1. Prikupljanje i obrada podataka

S fenološkim motrenjem listanja u klonskim sjemenskim plantažama poljskog jasena (Čazma i Nova Gradiška) započelo se 2014. godine te se nastavilo u 2015. i 2016. godini. Motrenjem su obuhvaćena ukupno 92 klona (u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma 36 i u Novoj Gradiški 56 klonova), a od svakog klona uključene su četiri ramete (ukupno 368 jedinki). Prilikom odabira biljaka na kojima će se obavljati motrenje fenoloških faza listanja, vodilo se računa da su biljke podjednakog promjera i uzgojnog oblika. Ramete su obilježene, te su svake godine jednakim redoslijedom motrene kako bi rezultati bili komparativni. Treba istaknuti da su sva opažanja obavljena od istih motritelja, čime je greška individualne procjene svedena na minimum. Za što preciznije i lakše motrenje neophodno je bilo odrediti točne faze koje će se bilježiti, te izraditi klasifikacijski manual sa svim fenološkim fazama listanja (modificirano prema Bogdan 2006). Listanje je podijeljeno na šest razvojnih faza na osnovu kojih je napravljen predložak prema kojem se motrenje vršilo u sve tri godine istraživanja (slika 18). Opažanja su obavljana jednom tjedno od mjeseca ožujka (L2 razvojna faza) u pravilnim intervalima sve dok i posljednja biljka (rameta) nije došla u L6 razvojnu fazu (kraj svibnja, početak lipnja).



Faza 1 – pup u fazi mirovanja

Faza 2 – faza bubrenja, pup mekan, nisu vidljivi vršci liski

Faza 3 – ljuske pupa razdvojene, ljuske skupljene i izdignute iz čašice pupa, duljina do 1 cm

Faza 4 – liske u fazi blagog razdvajanja, nastavak elongacije mladog lista, duljine od 1 do 4 cm

Faza 5 – nastavak elongacije, liske vidljivo razdvojene, duljina od 4 do 10 cm

Faza 6 – završna faza elongacije (ne i potpuna), vidljiv obris potpuno razvijenog lista (70% potpuno razvijene veličine)

Slika 18. Fenološke faze listanja (modificirano prema Bogdan 2006)

U dijelu istraživanja fenologije cvjetanja poljskog jasena, razvoj cvata također je podijeljen na šest razvojnih faza. S obzirom da kod poljskog jasena u pogledu spolnosti i reproduktivne biologije nalazimo muške i hermafroditne cvatove shodno tome i fenološke faze zahtijevale su zasebne klasifikacije (slika 19, 20).



Slika 19. Razvojne faze muškog cvata



Slika 20. Razvojne faze hermafroditnog cvata

2.5.2. Pozitivne temperaturne sume

Temperaturne sume su mjera koja odražava akumuliranu toplinu iznad specifičnog temperaturnog praga u nekom određenom razdoblju npr. tijekom dana, mjeseca, u toplom ili hladnom dijelu godine kao i od jedne do druge razvojne faze određene biljne vrste (Salopek 2007). Pod pozitivnim temperaturnim sumama (eng. *heating degree days*) podrazumijevamo one sume kod kojih zbrajamo sve srednje temperature zraka iznad ili jednake 0 °C. Zbrajaju li se srednje temperature zraka iznad 5 °C tada govorimo o modelu Growing Degree Days (GDD).

2.5.2.1. Growing Degree Days

Model Growing Degree Days (GDD) predstavlja heuristički pristup fenoloških modeliranja. Predstavlja mjeru toplinskih suma te kao takav svoju primjenu pronalazi u hortikulturi, vrtlarstvu i poljoprivredi kao model predviđanja nastupanja pojava poput početka listanja, cvjetanja, oštećenja od kukaca itd. U svojoj osnovi formula se sastoji od jednostavnih ulaznih varijabli, a to su maksimalne dnevne temperature, minimalne dnevne temperature i temperaturni prag. Temperaturni prag predstavlja onu vrijednost iznad koje biljka prirašćuje odnosno iznad koje je biljka fiziološki aktivna. Formula za računanje vrijednosti GDD-a (Snyder 1985):

$$GDD = \frac{T_{maks} + T_{min}}{2} - T_{prag}$$

gdje je: GDD - model growing degree days; T_{maks} – vrijednost maksimalne dnevne temperature; T_{min} – vrijednost minimalne dnevne temperature; T_{prag} – temperaturni prag

U ovom istraživanju model GDD primjenjen je na primjeru početka listanja poljskog jasena u istraživanim klonskim sjemenskim plantažama. Osim uobičajenog temperaturnog praga od 5 °C koji se standardno ili u pravilu najčešće primjenjuje, u ovom istraživanju pristupilo se analizi modela GDD i to kroz 20 temperaturnih pragova. Osim toga, za svaki od 20 temperaturnih pragova izvedene su tri podvarijable s obzirom na različite početne datume zbrajanja temperaturnih suma i to od 1. studenog, 1. prosinca i od 1. siječnja.

2.5.2.2. Pozitivne dnevne temperature suhog termometra

Osim modela GDD u ovom istraživanju ispitani su korelacijski modeli predviđanja listanja poljskog jasena u istraživanim klonskim sjemenskim plantažama samo kroz srednje dnevne

temperature suhog termometra. Izabrana su dva modela i to sume iznad 0 °C i sume iznad 5 °C. Od svakog modela po primjeru modela GDD izvedene su po tri podvarijable zasnovane na početnom datumu zbrajanja temperaturnih suma i to od 1. studenog, 1. prosinca i od 1. siječnja.

2.5.3. Negativne temperaturne sume

Biljke za svoj rast i razvoj neminovno trebaju pozitivne temperaturne sume, kao svoj energetski pokretač, s druge strane određene vrste ili rodovi za početak razvoja vegetativnih ili generativnih pupova imaju zahtjeve i prema negativnim temperaturnim sumama. Negativne temperaturne sume (eng. *cooling degree days; chilling*) svoje fiziološko uporište pronalaze u razbijanju unutarnje dormantnosti u vegetativnim ili generativnim pupovima nakon čega tek pozitivne temperaturne sume dolaze do važnosti i tek tada nastupa faza bubrenja. Kod negativnih temperaturnih suma zbrajaju se srednje temperature zraka ispod 0 °C.

2.5.3.1. Dynamic Model Chilling Portions

Model Dynamic Model Chilling Portions (DMCP) je indeks, odnosno pokazatelj utjecaja zimskih temperatura na završetak dormantnosti. Model u svojoj osnovi za izračun hladnih jedinica zahtjeva satne temperaturne vrijednosti čijom obradom i akumulacijom pokazuje stupanj završetka dormantnosti odnosno preostalo vrijeme do početka otvaranja pupova, bilo lisnih ili cvjetnih (Erez i sur. 1988). U ovom istraživanju model je primjenjen za početak listanja, s obzirom da je početak listanja glavni objekt fenoloških istraživanja. Vrijednosti su računane preuzetim modelom izrađenim u Excel-u (Erez i sur. 1987; Erez i sur. 1988; Fishman i sur. 1987).

2.5.3.2. Negativne dnevne temperature suhog termometra

U poglavlju negativnih temperaturnih suma osim modela DMCP ispitani su korelacijski modeli predviđanja listanja poljskog jasena kroz srednje dnevne temperature suhog termometra. Prva dva ispitana modela zasnovana su na temperaturnim sumama ispod 5 °C, te ispod 0 °C s početnim datumom zbrajanja od 1. siječnja. Zadnja tri modela zasnovana su na sumama temperaturnih intervala i to kako slijedi od 0 °C do 5 °C, zatim od -5 °C do 0 °C te od -10 °C do -5 °C također s početnim datumom zbrajanja od 1. siječnja.

2.5.4. Statistička obrada podataka

2.5.4.1. Deskriptivna statistika

Deskriptivna statistika bavi se prikupljanjem podataka, njihovim grupiranjem, tabličnim i grafičkim prikazivanjem, izračunavanjem različitih brojčanih pokazatelja koji izražavaju karakteristike promatrane pojave. Od parametara koje dobijemo deskriptivnom statistikom, a kroz koje sagledavamo istraživani uzorak mogu se izdvojiti srednja vrijednost, minimalne i maksimalne vrijednosti, standardna devijacija, standardna pogreška i dr. Parametri deskriptivne statistike izračunati su u programskom paketu Microsoft Excel 2016 (Microsoft Corporation 2016).

2.5.4.2. Klaster analiza

U klaster analizi traži se struktura podataka za grupiranje multivarijantnih opažanja u klastere. Cilj analize je pronalaženje optimalnog grupiranja kod kojeg su opažanja unutar svakog klastera slična, ali se različiti klasteri međusobno razlikuju. Pritom se pretpostavlja da se može pronaći prirodan način grupiranja koji je smislen za istraživača. U klaster analizi ne zna se unaprijed niti broj grupa, niti su grupe unaprijed poznate. Da bi se opažanja grupirala u klastere, mnogi postupci počinju sa sličnostima između parova opažanja.

U mnogim su postupcima sličnosti zasnovane na nekoj od mjera udaljenosti. U nekim se metodama koristi preliminarni izbor za sredine klastera ili usporedba varijabiliteta unutar i između klastera. Postoji i mogućnost klasteriranja varijabli, pri čemu je mjera sličnosti korelacija među varijablama. Klaster analiza se referira kao klasifikacija, prepoznavanje strukture i numerička taksonomija.

Grupiranje istraživanih klonova u klastere s obzirom na svojstvo početka listanja provedeno je *k-means* klaster analizom, a kompletna analiza izračunata je u programskom paketu Statistica 8.0 (StatSoft Inc. 2001).

2.5.4.3. Analiza varijance

Niz postupaka kojima provjeravamo značajnost razlika između različitih situacija ili uzoraka, kao i njihov odnos. Razlikujemo jednosmjernu ANOVA-u, jednosmjernu ANOVA-u s ponovljenim mjerenjima, te dvosmjernu ANOVA-u. Postupak analize varijance zahtjeva postavljanje nul-hipoteze, prikupljanje podataka i provjeravanje njihovih distribucija,

utvrđivanje razlika između aritmetičkih sredina, te analize F-testom, procjenu vjerojatnosti i ustanovljenje razlika (slučajne ili statistički značajne).

Provjera statističkih značajnosti između istraživanih elemenata ispitana je kroz jednosmjernu analizu varijance u programskom paketu Statistica 8.0 (StatSoft Inc. 2001).

2.5.4.4. Korelacijske analize

Želimo li detaljnije razumijeti skupinu istraživanih varijabli neka od pitanja koja nam se nameću jesu postojati li povezanost između tih varijabli, te ukoliko postoji koliko je ona snažna i može li se numerički kvantificirati.

Pod korelacijskim analizama podrazumijevamo međusobnu povezanost istraživanih varijabli odnosno odgovara li približno jedinični porast vrijednosti jedne varijable promjenama druge varijable.

Model jednostavne linearne regresije:

$$Y = a + bX + u$$

Korelacijske analize izračunate su u programskom paketu IBM SPSS Statistics (IBM Corporation Released 2015).

3. REZULTATI

3.1. REZULTATI ISTRAŽIVANJA MOLEKULARNIH PARAMETARA

3.1.1. Deskriptivna statistika

Molekularna analiza ispitivanja genetičke diferencijacije genotipova iz dviju istraživanih sjemenskih regija provedena je sa osam mikrosatelitnih biljega uslijed čega je umnožen ukupno 161 alel, s prosječnim brojem alela po biljegu od 20,125. Lokusi Femsatl 16 i FR639485 ističu se kao lokusi s najmanjim brojem alela, dok je lokus Femsatl 10 lokus s najvećim brojem alela. Promatra li se informativnost korištenih biljega u istraživanju kroz informacijski sadržaj polimorfizma (PIC) tada se zaključuje kako je biljeg Femsatl 10 najinformativniji s vrijednošću od 0,940 dok je biljeg Femsatl 16 s vrijednošću od 0,189 najmanje informativan (tablica 4). Najveću zapaženu heterozigotnost pokazuje biljeg Femsatl 11 dok najmanju biljeg Femsatl 16 (tablica 5).

Tablica 4. Svojstva osam mikrosatelitnih lokusa analiziranih u dvije klonske sjemenske plantaže poljskog jasena

Broj	Lokus	Ponavljajući motiv	Raspon duljina umnoženih ulomaka (pb)	Ukupan broj alela (N _a)	Informacijski sadržaj polimorfizma (PIC)
M1	Femsatl 4	TTCATGCTTCTCCGTGTCTCAG	114-164	19	0,589
M2	Femsatl 8	TTGCCTTTGTAGCTCAGG	144-192	15	0,813
M3	Femsatl 16	TGATCTCGTCCGAATTCCTCAGC	178-200	7	0,189
M4	FR639485	TGACAAACCCAGCCTAACTCT	292-308	7	0,607
M5	FR646655	TGGAGCAGTTGAAGCACTGAAA	186-218	11	0,746
M6	Femsatl 11	TGAACACAGCTCTTGACTCTGA	172-228	28	0,920
M7	Femsatl 10	TTGAGCAACATGTAATTATG	164-420	48	0,940
M8	M2 30	ACGCGCACGTTCTTTCTATTTG	162-276	26	0,906
Prosjek				20,125	
Ukupno				161	

*PIC vrijednosti: >0,70 visoko informativno; 0,44 < PIC < 0,70 umjereno informativno

Raznolikost mikrosatelitnih biljega unutar istraživanih sjemenskih regija analizirana je na osnovi izračuna prosječnog broja alela po biljegu (N_a), alelnog bogatstva (N_{ar}), broja jedinstvenih alela (N_{pr}), zapažene heterozigotnosti (H_o), te očekivane heterozigotnosti (H_E) (tablica 5). Prosječan broj alela po lokusu u sjemenskoj regiji gornja Posavina, srednja

Hrvatska i Pokuplje kretao se od četiri 4 do 29, dok su se te vrijednosti u sjemenskoj regiji srednja Posavina kretale od 6 do 31.

Alelna bogatstvo identičnih je vrijednosti u obje sjemenske regije. Nešto veći broj privatnih alela utvrđen je u sjemenskoj regiji srednja Posavina. Vrijednosti zapažene heterozigotnosti u sjemenskoj regiji gornja Posavina, srednja Hrvatska i Pokuplje kretale su se od 0,500 pa do 0,943, dok su se vrijednosti zapažene heterozigotnosti u sjemenskoj regiji srednja Posavina kretale od 0,377 pa do 0,907. U sjemenskoj regiji gornja Posavina, srednja Hrvatska i Pokuplje vrijednosti očekivane heterozigotnosti kretale su se od 0,459 do 0,946, dok su u sjemenskoj regiji srednja Posavina iznosile od 0,386 do 0,952. Prosječne FIS vrijednosti ujednačene su u obje istraživane sjemenske regije.

Tablica 5. Mikrosatelitna raznolikost sjemenskih regija poljskog jasena

KSP ČAZMA										
n = 35										
Sjemenska regija gornja Posavina, srednja Hrvatska i Pokuplje										
Parametar	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	Prosjek	Ukupno
Na	12	12	4	7	8	24	29	21	14,63	117
Nar	11,26	12,00	3,99	6,80	8,00	22,49	27,35	20,23	14,01	
Npr	3	1	0	1	1	3	17	8		34
HO	0,686	0,867	0,546	0,576	0,867	0,943	0,500	0,853	0,727	
HE	0,681	0,859	0,459	0,613	0,785	0,931	0,946	0,927	0,776	
FIS	-0,007	-0,009	-0,188	0,061	-0,104	-0,013	0,472	0,080	0,063	
P	ns	ns	ns	*	ns	ns	***	***	***	

KSP NOVA GRADIŠKA										
n = 54										
Sjemenska regija srednja Posavina										
Parametar	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	Prosjek	Ukupno
Na	16	14	7	6	10	25	31	18	15,88	127
Nar	11,26	12,00	3,99	6,80	8,00	22,49	27,35	20,23	14,01	
Npr	7	3	3	0	3	4	19	5		44
HO	0,778	0,767	0,377	0,642	0,818	0,907	0,654	0,820	0,717	
HE	0,689	0,838	0,386	0,726	0,803	0,932	0,952	0,908	0,776	
FIS	-0,129	0,084	0,021	0,116	-0,019	0,027	0,313	0,097	0,076	
P	*	ns	ns	*	ns	ns	***	*	***	

3.1.2. Nul-aleli

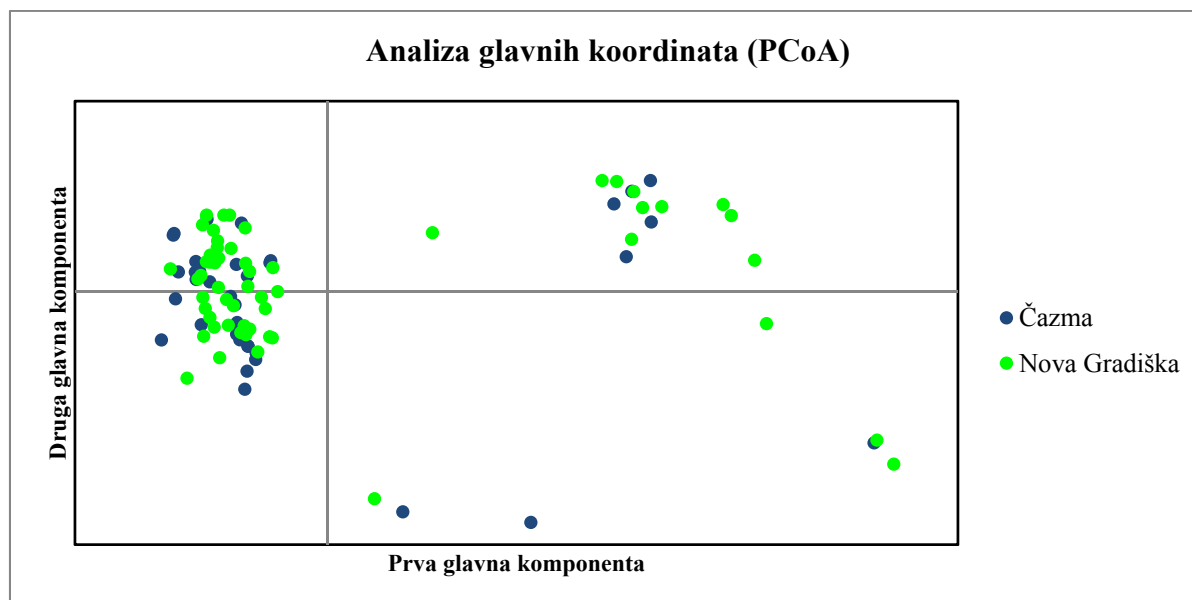
Ispitivanjem nul-alela (f_{null}) kod istraživanih klonova, utvrđeno je njihovo postojanje na lokusu Femsatl 10 za obje sjemenske regije (tablica 6). Daljnjom analizom nije utvrđeno značajno odstupanje statističkih parametara uslijed prisustva nul-alela na spomenutom lokusu.

Tablica 6. Procjena učestalosti nul-alela (f_{null}) po lokusima i sjemenskim regijama

Sjemenska regija	Lokus							
	Femsatl 4	Femsatl 8	Femsatl 10	Femsatl 11	Femsatl 16	FR639485	FR646655	M12 30
Gornja Posavina, srednja Hrvatska i Pokuplje	-	-	0,225	-	-	-	-	-
Srednja Posavina	-	-	0,153	-	-	-	-	-

3.1.3. Analiza glavnih koordinata

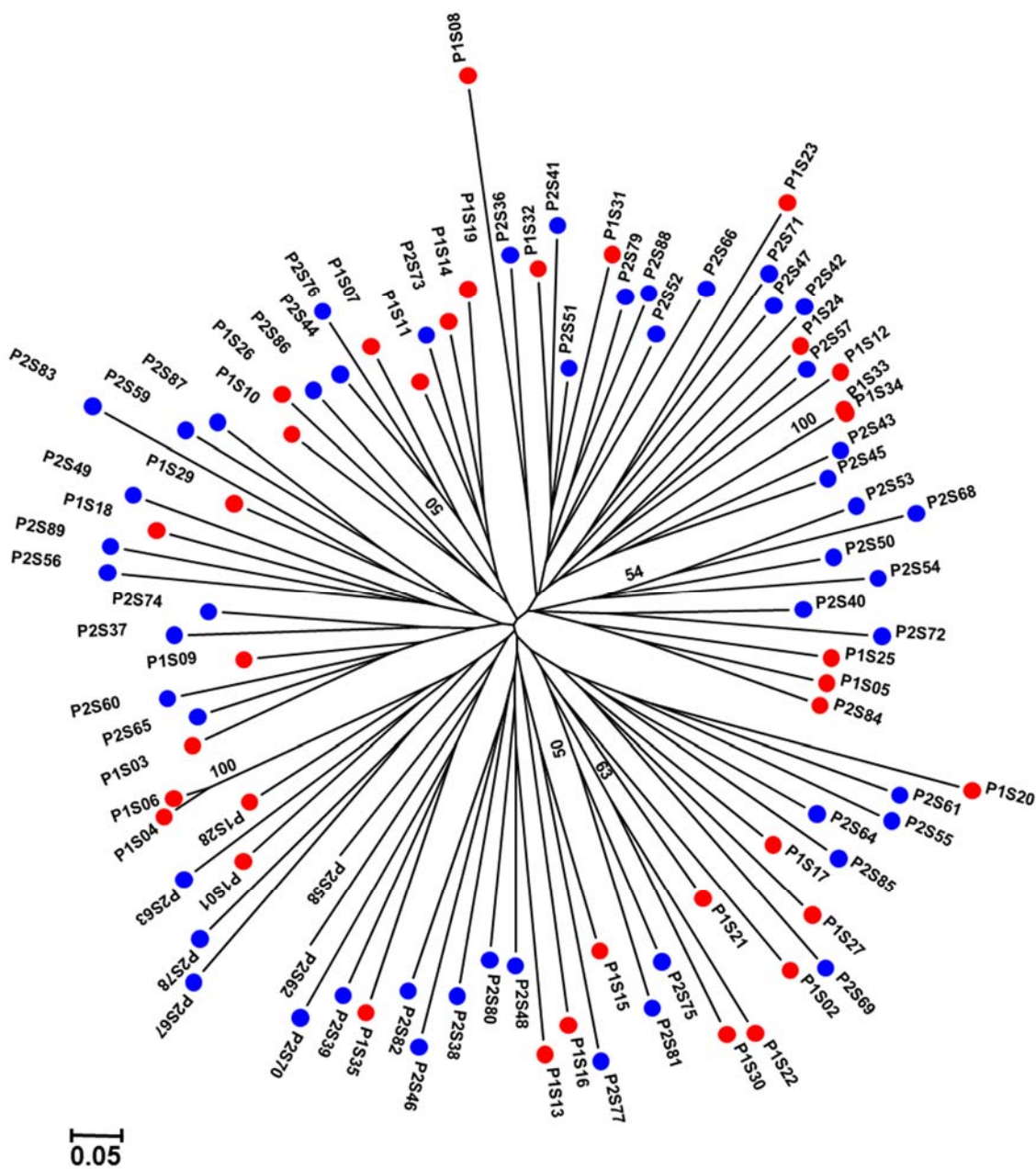
Analizom glavnih koordinata, te grafičkim prikazom položaja klonova u koordinatnom sustavu (slika 21), vidljivo je da nema jasnog razdvajanja klonova s obzirom na njihovu pripadnost sjemenskim regijama. Po prvoj glavnoj komponenti svi istraživani klonovi dijele se na dvije skupine, dok prema drugoj glavnoj komponenti uočavamo četiri skupine klonova.



Slika 21. Rezultati analize glavnih koordinata

3.1.4. Mjerila genetičke udaljenosti

Shodno tome da su u radu analizirane dvije sjemenske regije, kao i da nema osnove za izračun genetičke udaljenosti i izradu filogenetskog stabla između samo dvije regije, pristupilo se izračunu genetičke udaljenosti i izradi stabla na razini jedinki (klonova). U tu svrhu za mjerilo genetičke udaljenosti koristio se model udaljenosti na temelju udjela zajedničkih alela (*Proportion of Shared Alleles Distance, D_{PSAM}*), a za izradu nezakorjenjenog stabla metoda susjednog sparivanja (Neighbor-joining). Na osnovu izrađenog nezakorijenjenog stabla nije utvrđeno jasno razdvajanje klonova po sjemenskim regijama (slika 22).



Slika 22. Nezakorijenjeno stablo po metodi susjednog sparivanja (Neighbor-joining)

3.1.5. Analiza molekularne varijance

Svrha analize molekularne varijance je utvrditi raspodjelu ukupne molekularne varijance utvrđene mikrosatelitnim biljezima (ukupno osam biljega) na njezine sastavnice:

- sastavnicu uzrokovanu razlikama između sjemenskih regija;
- sastavnicu uzrokovanu razlikama između stabala unutar sjemenskih regija.

Analizom molekularne varijance utvrđeno je da znatno veći postotak ukupne varijance od 99,30 % (osam lokusa) otpada na varijabilnost unutar sjemenskih regija, dok značajno manji dio od 0,70 % (osam lokusa) otpada na varijabilnost između istraživanih sjemenskih regija (tablica 7).

Na temelju F_{ST} vrijednosti možemo zaključiti da je prosječna vrijednost genetičke diferencijacije između analiziranih sjemenskih regija 0,007.

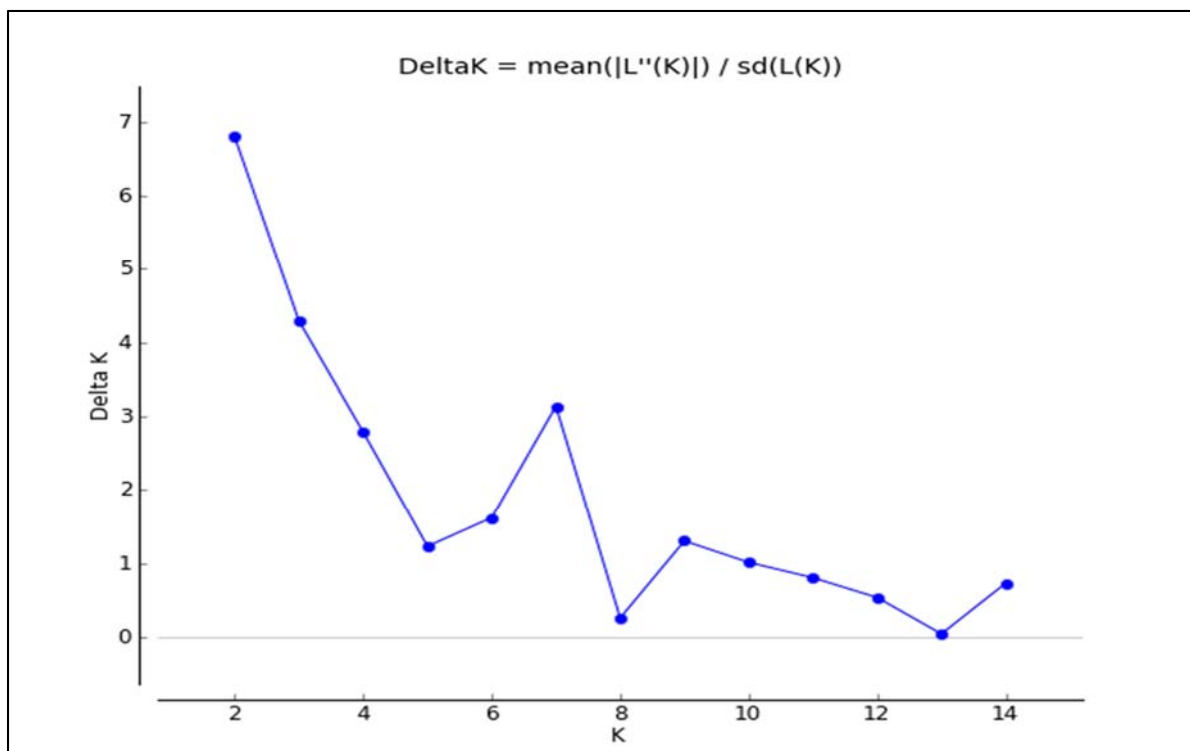
Tablica 7. Analiza molekularne varijance unutar i između dviju sjemenskih regija

	Izvor varijabilnosti	df	Sastavnice varijance	Ukupna varijanca (%)	F-statistika	P
osam lokusa	Između sjemenskih regija	1	0,019	0,70	0,007	0,018
	Unutar sjemenskih regija	17 6	2,728	99,30		
sedam lokusa (bez M7)	Između sjemenskih regija	1	0,016	0,68	0,007	0,021
	Unutar sjemenskih regija	17 6	2,287	99,32		

3.1.6. Bayesovska analiza populacijske strukture

Sa svrhom utvrđivanja optimalnog broja skupina (K) istraživanih klonova poljskog jasena, provedena je Bayesovska analiza populacijske strukture koja ih najvjerođostojnije izdvaja u dvije skupine ($\Delta K=6,80$) (slika 23, tablica 8).

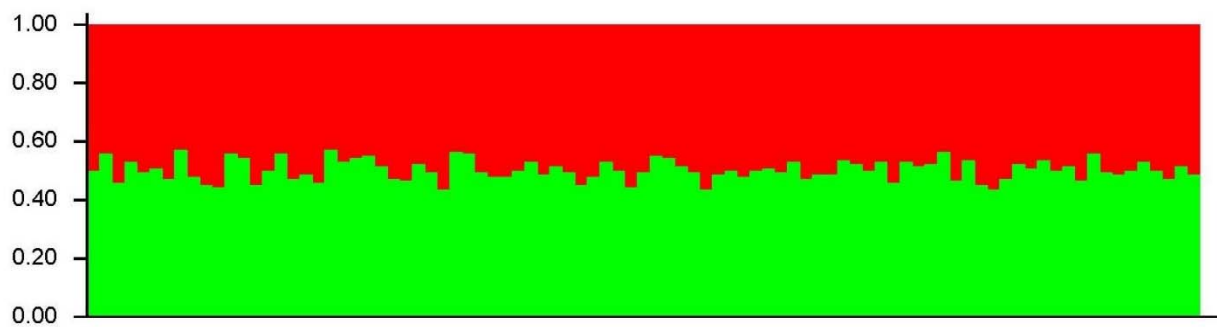
Nakon utvrđivanja najvjerođostojnijeg broja skupine jedinki su pridružene izvornim populacijama uz izračun udjela genoma (Q) koji potječe iz određene skupine. Struktura analiziranih klonova prikazana je na slici 24. S obzirom na udjele genoma dobivene Bayesovskom analizom populacijsku strukturu klonova nije moguće jasno razdvojiti na dvije sjemenske regije, odnosno analizirane regije, jer ne pokazuju niti najmanji stupanj razlike na osnovu istraživanih jezgrinih mikrosatelitnih biljega.



Slika 23. Grafički prikaz mogućih skupina nakon Bayesovske analize

Tablica 8. Struktura istraživanih klonova na temelju Bayesovske analize. Prosječna posteriorna vjerojatnost podataka [$\ln P(X|K)$], standardna devijacija, te vrijednost ΔK za različite hipoteze o broju izvornih populacija

K	Broj prohoda	$\ln P(X K)$		ΔK
		prosjek	st. dev.	
1	10	-2948.83	0.37	-
2	10	-3151.87	36.75	6.80
3	10	-3104.99	70.73	4.29
4	10	-3361.57	274.16	2.79
5	10	-4383.02	553.88	1.23
6	10	-4723.19	720.67	1.62
7	10	-3896.84	210.67	3.14
8	10	-3731.71	324.68	0.26
9	10	-3651.63	89.54	1.30
10	10	-3688.21	73.85	1.01
11	10	-3649.98	81.41	0.81
12	10	-3677.33	101.91	0.54
13	10	-3649.84	78.08	0.05
14	10	-3626.03	54.75	0.73
15	10	-3642.28	60.23	-



Slika 24. Struktura istraživanih klonova na osnovu Bayesovske analize u programu STRUCTURE za dva skupa (K), gdje stupci u bojama odgovaraju postotcima genoma (Q) jedinki koje potječu iz određene sjemenske regije

3.2. REZULTATI ISTRAŽIVANJA KVANTITATIVNIH PARAMETARA LISTANJA

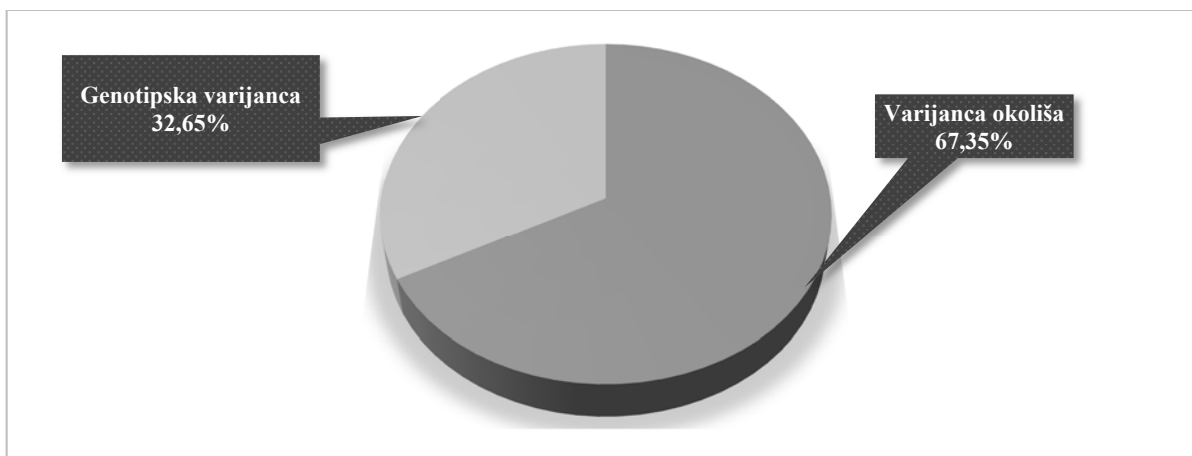
Kvantitativni parametri ($\sigma_P^2, \sigma_G^2, \sigma_E^2, h^2$) procijenjeni su za sve tri istraživane godine (2014., 2015. i 2016.) na uzorku od 368 biljaka (u KSP Čazma 36 i u Novoj Gradiški 56 klonova, a od svakog klona uključene su četiri ramete) u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma, te Nova Gradiška..

3.2.1. Klonska sjemenska plantaža Čazma (2014. godina)

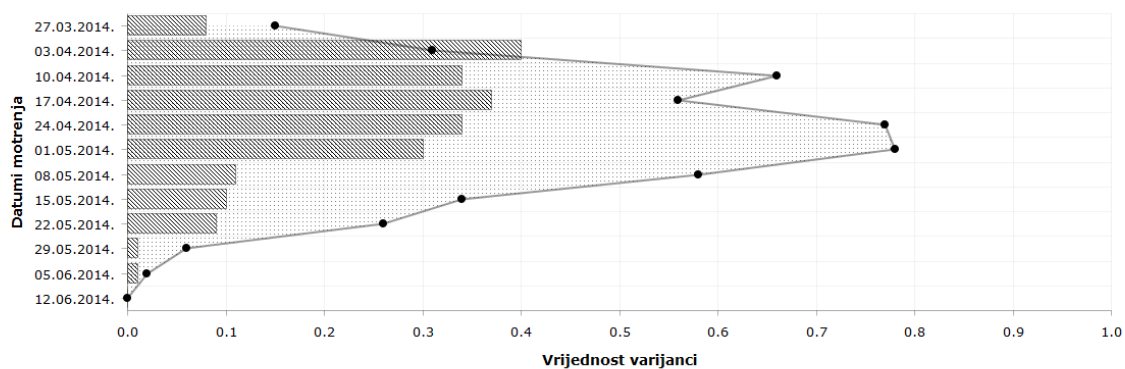
Godine 2014. fenološko motrenje listanja poljskog jasena obavljeno je kroz 12 motrenja s razmacima od sedam dana. Od ukupne fenotipske varijance (prosjeak svih motrenja) udio genotipske varijance iznosio je 32,65 % dok je udio varijance okoliša iznosio 67,35 % (slika 25). Trend kretanja odnosa genotipske varijance i varijance okoliša po datumima motrenja prikazan je na slici 26. Nasljednost u širem smislu procijenjena je također zasebno za svako motrenje. Najniža vrijednost nasljednosti iznosila je 0,17 za datum 08. 05. 2014. dok je najviša vrijednost iznosila 0,56 za datum 03. 04. 2014. Prosjeak nasljednosti u širem smislu za sva motrenja iznosio je 0,32 (tablica 9). Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu prikazan je na slici 27.

Tablica 9. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H^2) za fenološko svojstvo listanja 2014. godine

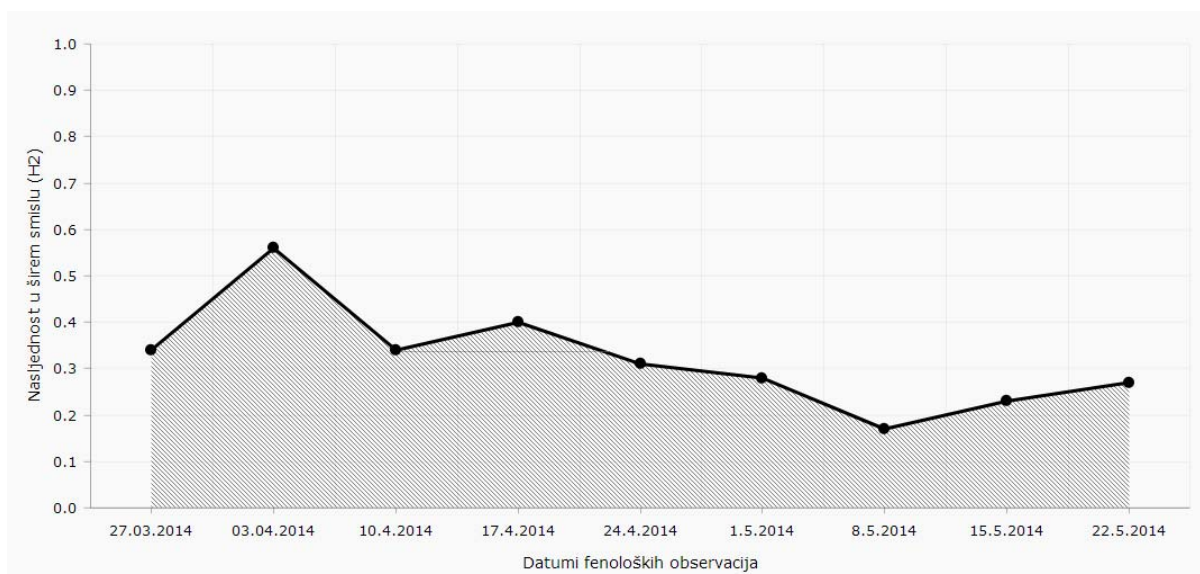
Redni broj	Datum opažanja	Zastupljenost fenoloških faza (%)						Genotipska varijanca (σ_G^2)	Varijanca okoliša (σ_E^2)	Fenotipska varijanca (σ_P^2)	Nasljednost u širem smislu (H^2)
		L1	L2	L3	L4	L5	L6				
1	27. 3. 2014.	78	20	2	0	0	0	0,08	0,15	0,23	0,34
2	3. 4. 2014.	34	44	17	5	0	0	0,40	0,31	0,71	0,56
3	10. 4. 2014.	1	15	44	24	16	1	0,34	0,66	1,00	0,34
4	17. 4. 2014.	1	8	26	39	26	1	0,37	0,56	0,93	0,40
5	24. 4. 2014.	1	1	10	27	33	28	0,34	0,77	1,12	0,31
6	1. 5. 2014.	1	2	5	14	34	44	0,30	0,78	1,08	0,28
7	8. 5. 2014.	1	1	2	6	14	77	0,11	0,58	0,69	0,17
8	15. 5. 2014.	0	1	2	3	9	85	0,10	0,34	0,44	0,23
9	22. 5. 2014.	0	0	2	3	8	87	0,09	0,26	0,35	0,27
10	29. 5. 2014.	0	0	0	0	8	92	0,01	0,06	0,07	-
11	5. 6. 2014.	0	0	0	0	3	97	0,01	0,02	0,03	-
12	12. 6. 2014.	0	0	0	0	0	100	0,00	0,00	0,00	-
Prosjeak											0,32



Slika 25. Udio varijance okoliša (σ_E^2) i genotipske varijance (σ_G^2) (KSP Čazma / 2014. god.)



Slika 26. Trend odnosa genotipske varijance (σ_G^2) i varijance okoliša (σ_E^2) za 2014. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom)



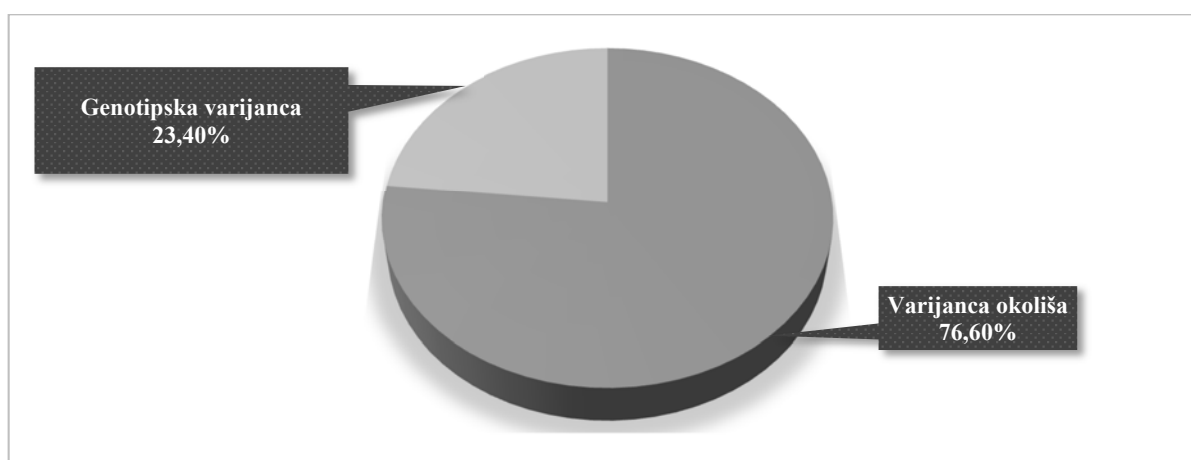
Slika 27. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu (H^2) za 2014. godinu

3.2.2. Klonska sjemenska plantaža Čazma (2015. godina)

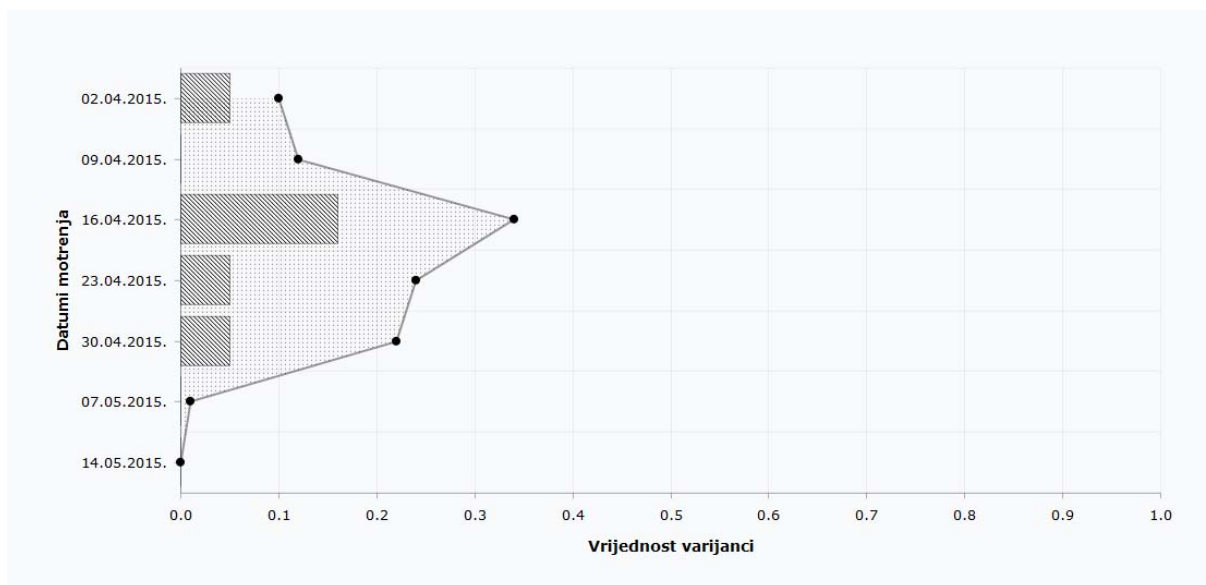
Godine 2015. fenološko motrenje listanja poljskog jasena obavljeno je kroz sedam motrenja s razmacima od sedam dana. Od ukupne fenotipske varijance (prosjeak svih motrenja) udio genotipske varijance iznosio je 23,40 % dok je udio varijance okoliša iznosio 76,60 % (slika 28). Trend kretanja odnosa genotipske varijance i varijance okoliša po datumima motrenja prikazan je na slici 29. Nasljednost u širem smislu procjenjena je također zasebno za svako motrenje. Najniža vrijednost nasljednosti iznosila je 0,00 za datum 09. 04. 2015. dok je najviša vrijednost iznosila 0,35 za datum 02. 04. 2015. Prosjeak nasljednosti u širem smislu za sva motrenja iznosio je 0,20 (tablica 10). Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu prikazan je na slici 30.

Tablica 10. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H^2) za fenološko svojstvo listanja 2015. godine

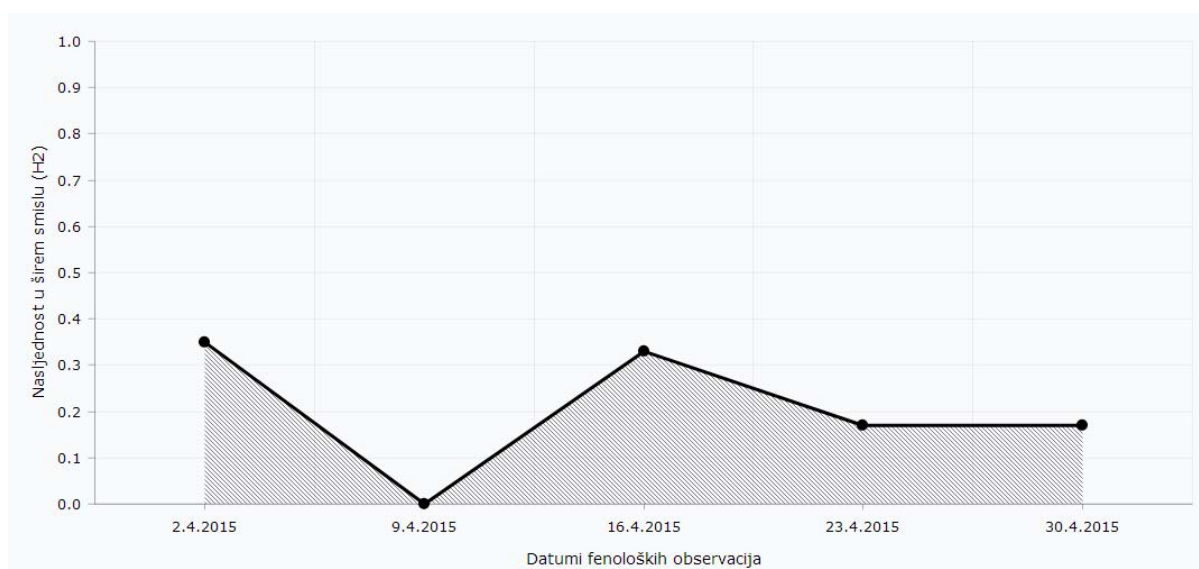
Redni broj	Datum opažanja	Zastupljenost fenoloških faza (%)						Genotipska varijanca (σ_G^2)	Varijanca okoliša (σ_E^2)	Fenotipska varijanca (σ_P^2)	Nasljednost u širem smislu (H^2)
		L1	L2	L3	L4	L5	L6				
1	2. 4. 2015.	82	18	0	0	0	0	0,05	0,10	0,15	0,35
2	9. 4. 2015.	14	86	0	0	0	0	0,00	0,12	0,12	0,00
3	16. 4. 2015.	1	13	47	39	0	0	0,16	0,33	0,50	0,33
4	23. 4. 2015.	0	1	17	73	10	0	0,05	0,24	0,29	0,17
5	30. 4. 2015.	0	0	0	2	29	69	0,05	0,22	0,26	0,17
6	7. 5. 2015.	0	0	0	0	1	99	0,00	0,01	0,01	-
7	14. 5. 2015.	0	0	0	0	0	100	0,00	0,00	0,00	-
Prosjeak											0,20



Slika 28. Udio varijance okoliša (σ_E^2) i genotipske varijance (σ_G^2) (KSP Čazma / 2015. god.)



Slika 29. Trend odnosa genotipske varijance (σ_G^2) i varijance okoliša (σ_E^2) za 2015. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom)



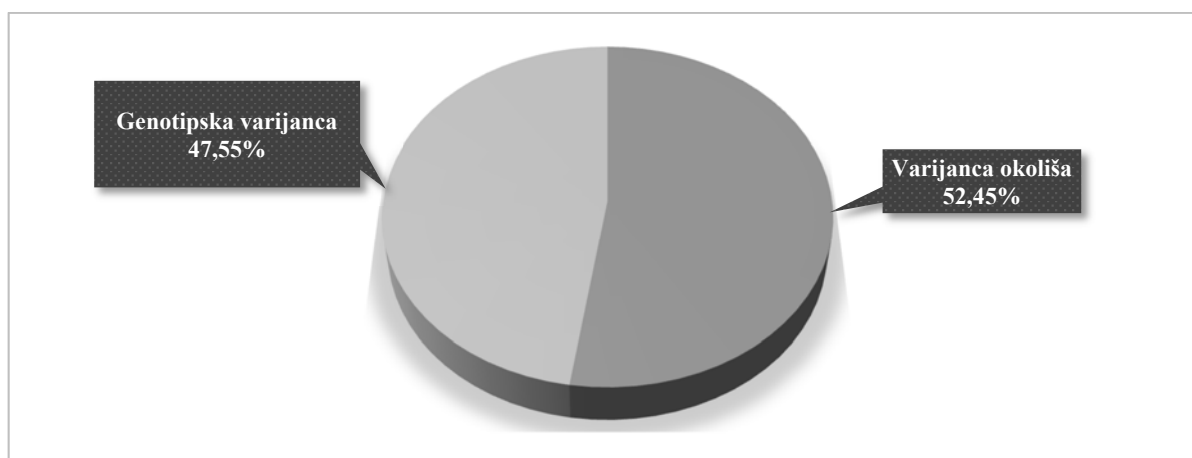
Slika 30. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu (H^2) za 2015. godinu

3.2.3. Klonska sjemenska plantaža Čazma (2016. godina)

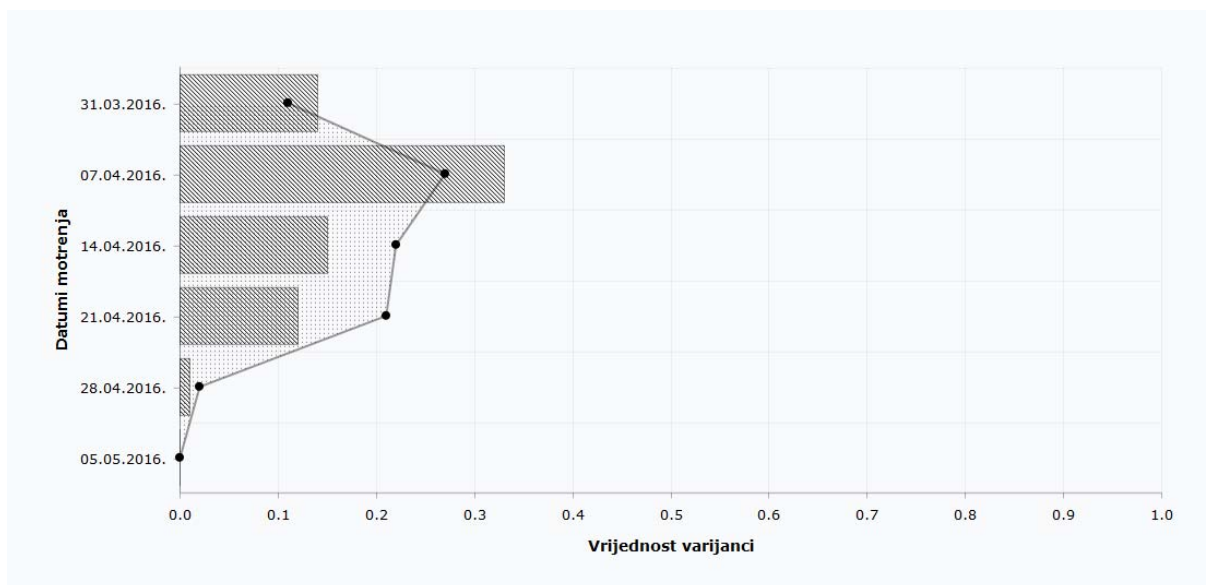
Godine 2016. fenološko motrenje listanja poljskog jasena obavljeno je kroz šest motrenja s razmacima od sedam dana. Od ukupne fenotipske varijance (prosjeak svih motrenja) udio genotipske varijance iznosio je 47,55 % dok je udio varijance okoliša iznosio 52,45 % (slika 31). Trend kretanja odnosa genotipske varijance i varijance okoliša po datumima motrenja prikazan je na slici 32. Nasljednost u širem smislu procjenjena je također zasebno za svako motrenje. Najniža vrijednost nasljednosti iznosila je 0,36 za datum 21. 04. 2016. dok je najviša vrijednost iznosila 0,56 za datum 07. 04. 2016. Prosjeak nasljednosti u širem smislu za sva motrenja iznosio je 0,47 (tablica 11). Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu prikazan je na slici 33.

Tablica 11. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H^2) za fenološko svojstvo listanja 2016. godine

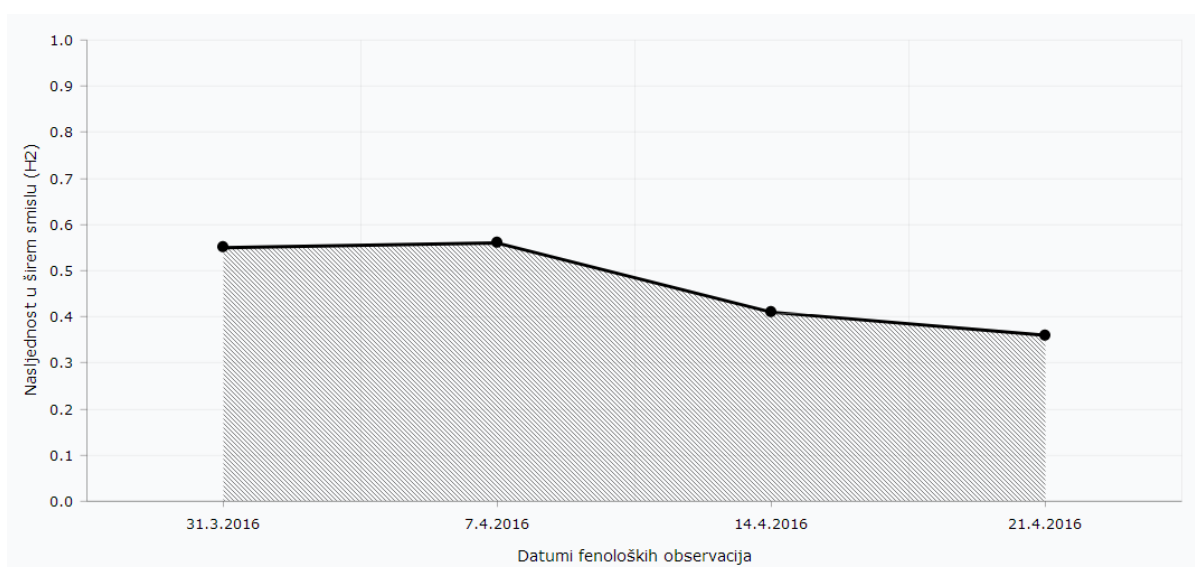
Redni broj	Datum opažanja	Zastupljenost fenoloških faza (%)						Genotipska varijanca (σ_G^2)	Varijanca okoliša (σ_E^2)	Fenotipska varijanca (σ_P^2)	Nasljednost u širem smislu (H^2)
		L1	L2	L3	L4	L5	L6				
1	31. 3. 2016.	58	42	0	0	0	0	0,14	0,11	0,25	0,55
2	7. 4. 2016.	0	19	41	38	1	0	0,33	0,27	0,60	0,56
3	14. 4. 2016.	0	0	5	42	52	1	0,15	0,22	0,37	0,41
4	21. 4. 2016.	0	0	0	4	39	57	0,12	0,21	0,33	0,36
5	28. 4. 2016.	0	0	0	0	3	97	0,01	0,02	0,03	-
6	5. 5. 2016.	0	0	0	0	0	100	0,00	0,00	0,00	-
Prosjeak											0,47



Slika 31. Udio varijance okoliša (σ_E^2) i genotipske varijance (σ_G^2) (KSP Čazma / 2016. god.)



Slika 32. Trend odnosa genotipske varijance (σ_G^2) i varijance okoliša (σ_E^2) za 2016. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom)



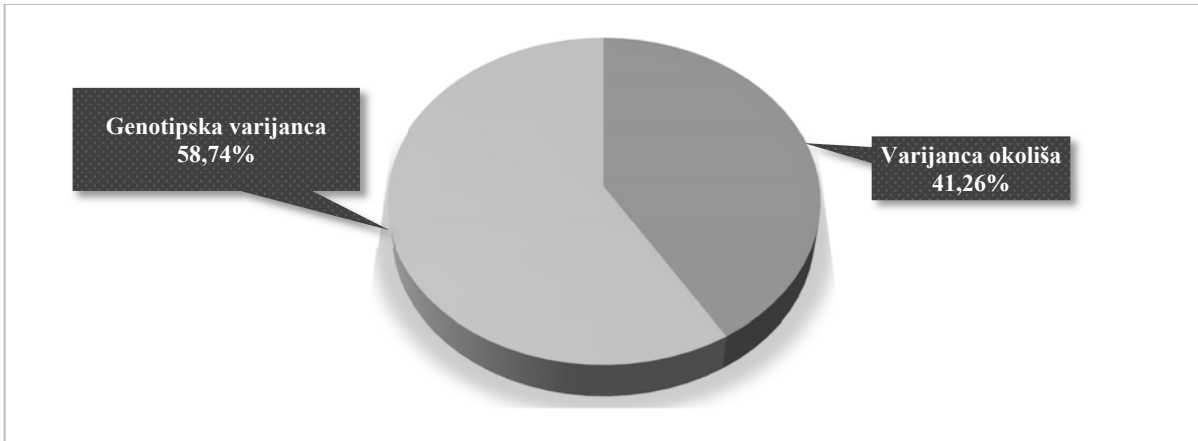
Slika 33. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu (H^2) za 2016. godinu

3.2.4. Klonska sjemenska plantaža Nova Gradiška (2014. godina)

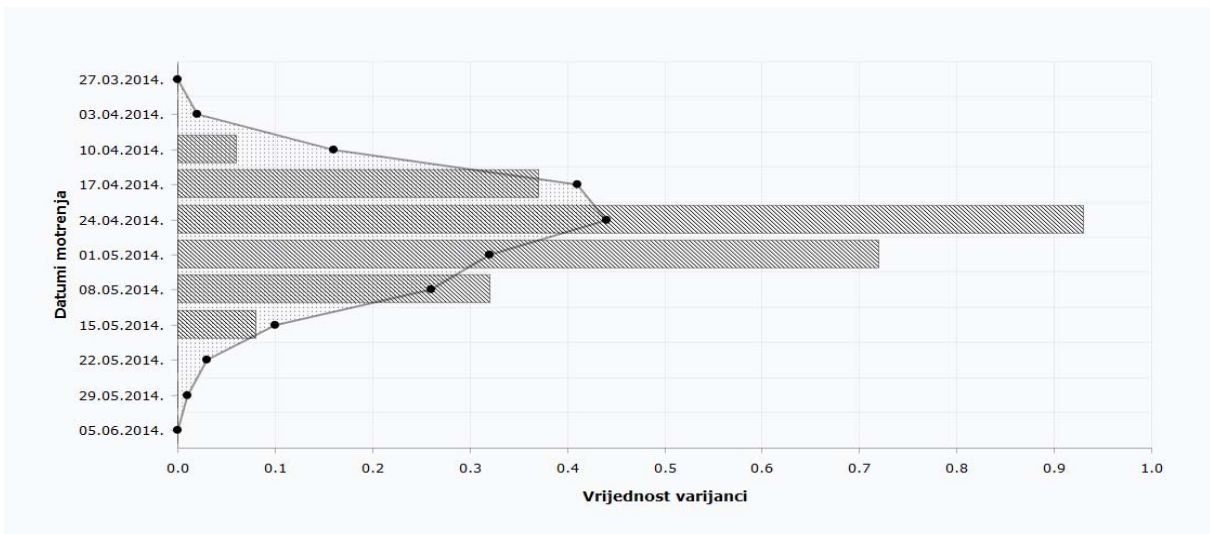
Godine 2014. fenološko motrenje listanja poljskog jasena obavljeno je kroz 11 motrenja s razmacima od sedam dana. Od ukupne fenotipske varijance (prosjeak svih motrenja) udio genotipske varijance iznosio je 58,74 % dok je udio varijance okoliša iznosio 41,26 % (slika 34). Trend kretanja odnosa genotipske varijance i varijance okoliša po datumima motrenja prikazan je na slici 35. Nasljednost u širem smislu procjenjena je također zasebno za svako motrenje. Najniža vrijednost nasljednosti iznosila je 0,00 za datum 20. 03. 2014. dok je najviša vrijednost iznosila 0,69 za datum 17. 04. 2014 (tablica 12). Prosjeak nasljednosti u širem smislu za sva motrenja iznosio je 0,44. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu prikazan je na slici 36.

Tablica 12. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H^2) za fenološko svojstvo listanja 2014. godine

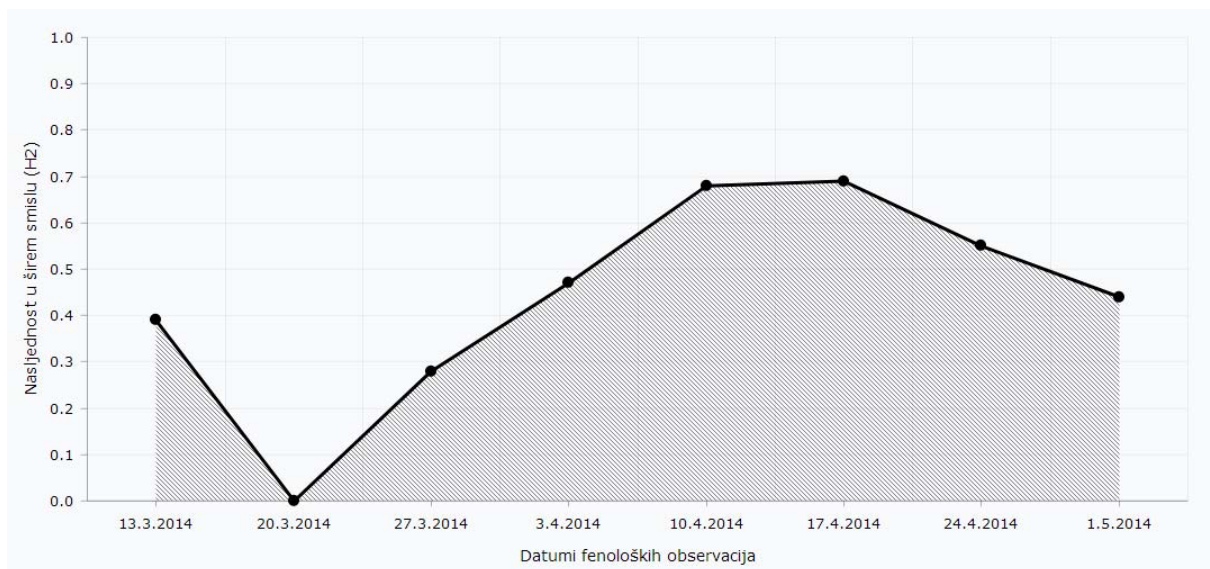
Redni broj	Datum opažanja	Zastupljenost fenoloških faza (%)						Genotipska varijanca (σ_G^2)	Varijanca okoliša (σ_E^2)	Fenotipska varijanca (σ_P^2)	Nasljednost u širem smislu (H^2)
		L1	L2	L3	L4	L5	L6				
1	13. 3. 2014.	100	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,39
2	20. 3. 2014.	98	2	0	0	0	0	0,00	0,02	0,02	0,00
3	27. 3. 2014.	75	24	1	0	0	0	0,06	0,16	0,22	0,28
4	3. 4. 2014.	20	56	14	8	1	0	0,37	0,41	0,79	0,47
5	10. 4. 2014.	6	14	27	31	22	0	0,93	0,44	1,37	0,68
6	17. 4. 2014.	0	7	15	33	39	7	0,72	0,32	1,04	0,69
7	24. 4. 2014.	0	0	2	15	42	41	0,32	0,26	0,58	0,55
8	1. 5. 2014.	0	0	0	0	17	83	0,08	0,10	0,18	0,44
9	8. 5. 2014.	0	0	0	1	1	98	0,00	0,03	0,03	-
10	15. 5. 2014.	0	0	0	0	1	99	0,00	0,01	0,01	-
11	22. 5. 2014.	0	0	0	0	0	100	0,00	0,00	0,00	-
Prosjeak											0,44



Slika 34. Udio varijance okoliša (σ_E^2) i genotipske varijance (σ_G^2) (KSP Nova Gradiška / 2014. god.)



Slika 35. Trend odnosa genotipske varijance (σ_G^2) i varijance okoliša (σ_E^2) za 2014. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom)



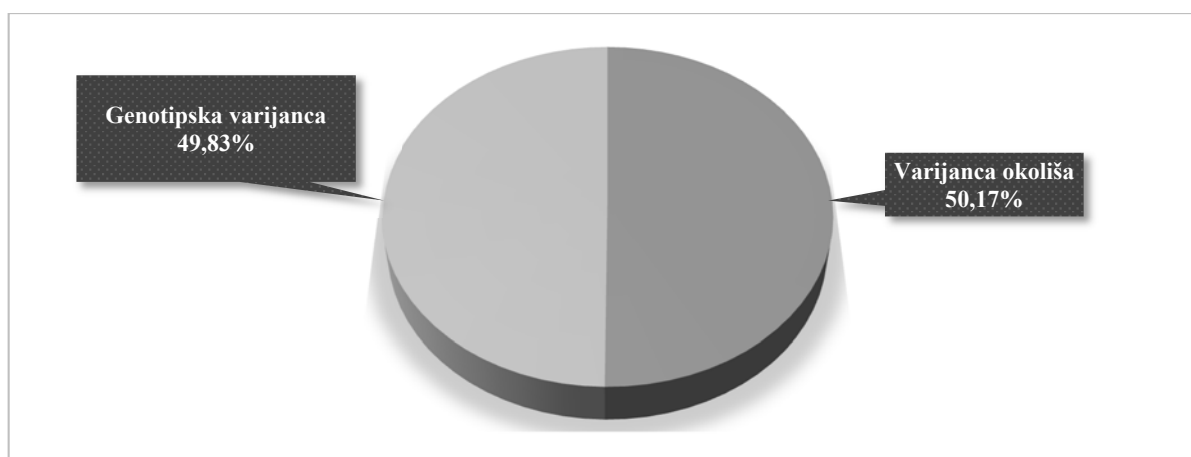
Slika 36. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu (H^2) za 2014. godinu

3.2.5. Klonska sjemenska plantaža Nova Gradiška (2015. godina)

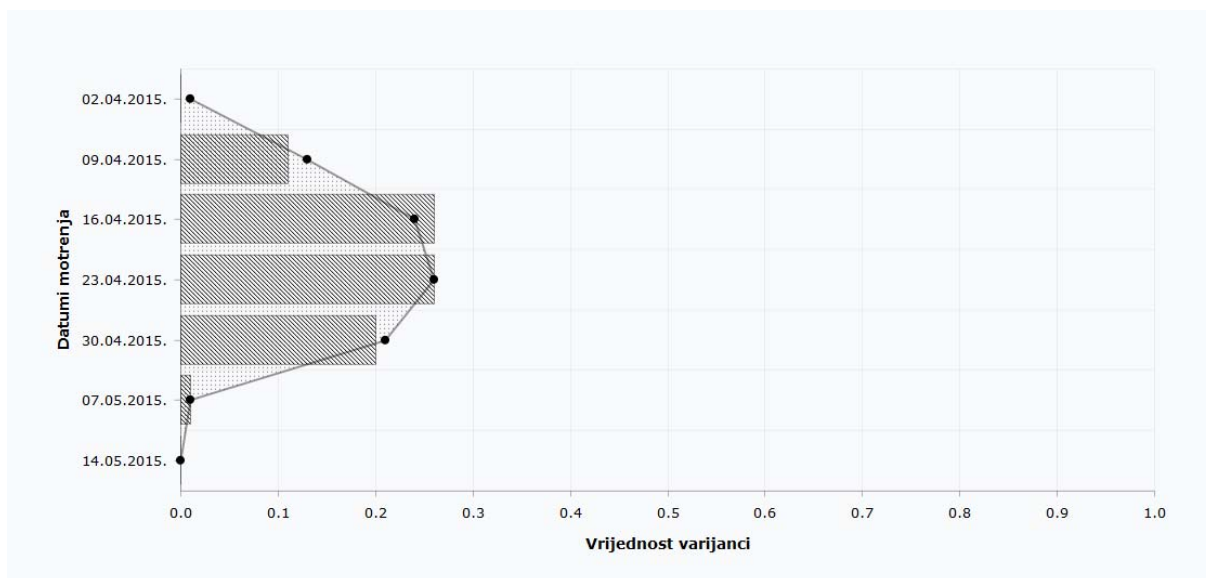
Godine 2015. fenološko motrenje listanja poljskog jasena obavljeno je kroz sedam motrenja s razmacima od sedam dana. Od ukupne fenotipske varijance (prosjeak svih motrenja) udio genotipske varijance iznosio je 49,83 % dok je udio varijance okoliša iznosio 50,17 % (slika 37). Trend kretanja odnosa genotipske varijance i varijance okoliša po datumima motrenja prikazan je na slici 38. Nasljednost u širem smislu procjenjena je također zasebno za svako motrenje. Najniža vrijednost nasljednosti iznosila je 0,47 za datum 09. 04. 2015., dok je najviša vrijednost iznosila 0,53 za datum 16. 04. 2015. (tablica 13). Prosjeak nasljednosti u širem smislu za sva motrenja iznosio je 0,50. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu prikazan je na slici 39.

Tablica 13. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H^2) za fenološko svojstvo listanja 2015. godine

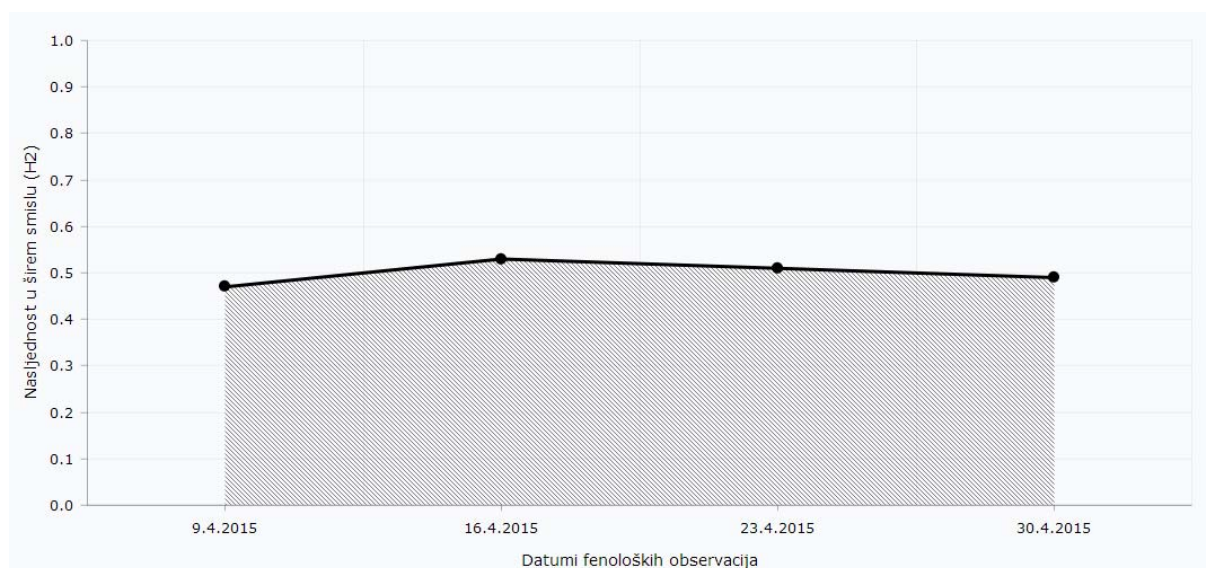
Redni broj	Datum opažanja	Zastupljenost fenoloških faza (%)						Genotipska varijanca (σ_G^2)	Varijanca okoliša (σ_E^2)	Fenotipska varijanca (σ_P^2)	Nasljednost u širem smislu (H^2)
		L1	L2	L3	L4	L5	L6				
1	2. 4. 2015.	99	1	0	0	0	0	0,00	0,01	0,01	-
2	9. 4. 2015.	53	47	0	0	0	0	0,11	0,13	0,24	0,47
3	16. 4. 2015.	4	49	38	9	0	0	0,26	0,24	0,50	0,53
4	23. 4. 2015.	0	6	40	46	8	0	0,26	0,26	0,52	0,51
5	30. 4. 2015.	0	0	1	5	38	56	0,20	0,21	0,41	0,49
6	7. 5. 2015.	0	0	0	0	2	98	0,01	0,01	0,02	-
7	14. 5. 2015.	0	0	0	0	0	100	0,00	0,00	0,00	-
Prosjeak											0,50



Slika 37. Udio varijance okoliša (σ_E^2) i genotipske varijance (σ_G^2) (KSP Nova Gradiška / 2015. god.)



Slika 38. Trend odnosa genotipske varijance (σ_G^2) i varijance okoliša (σ_E^2) za 2015. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom)



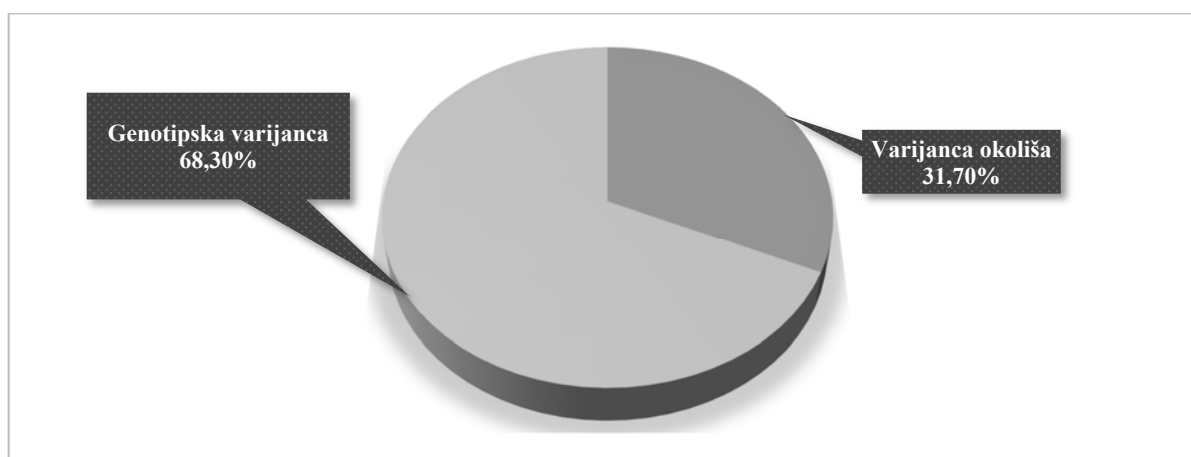
Slika 39. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu (H^2) za 2015. godinu

3.2.6. Klonska sjemenska plantaža Nova Gradiška (2016. godina)

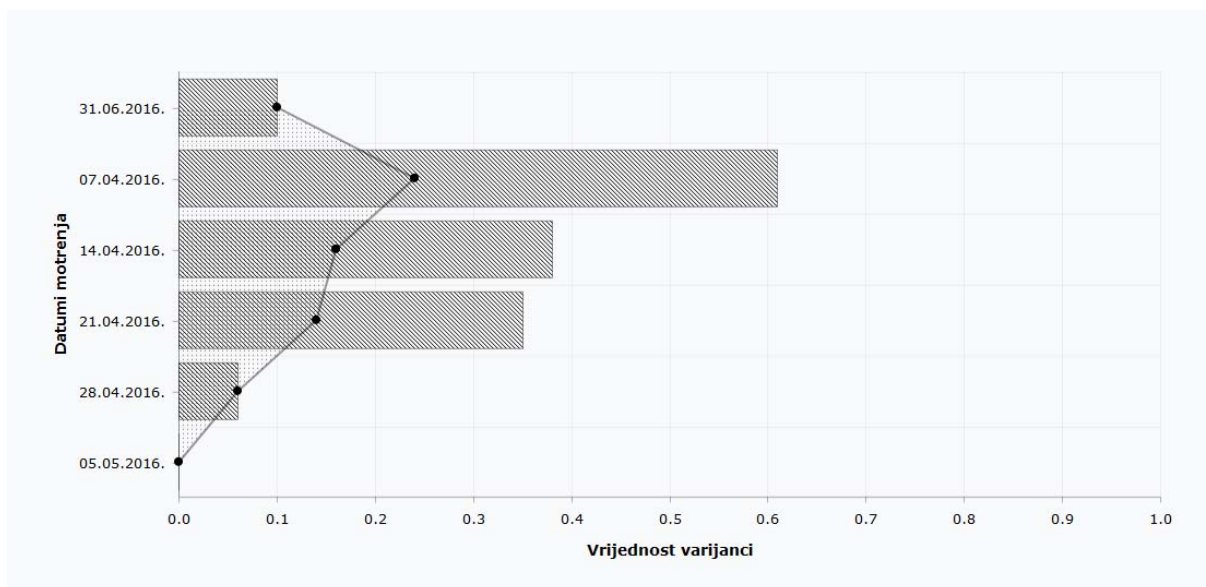
Godine 2016. fenološko motrenje listanja poljskog jasena obavljeno je kroz šest motrenja s razmacima od sedam dana. Od ukupne fenotipske varijance (prosjeak svih motrenja) udio genotipske varijance iznosio je 68,30 % dok je udio varijance okoliša iznosio 31,70 % (slika 40). Trend kretanja odnosa genotipske varijance i varijance okoliša po datumima motrenja prikazan je na slici 41. Nasljednost u širem smislu procjenjena je također zasebno za svako motrenje. Najniža vrijednost nasljednosti iznosila je 0,50 za datum 28. 04. 2016., dok je najviša vrijednost iznosila 0,72 za datum 21. 04. 2016 (tablica 14). Prosjeak nasljednosti u širem smislu za sva motrenja iznosio je 0,63. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu prikazan je na slici 42.

Tablica 14. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H^2) za fenološko svojstvo listanja 2016. godine

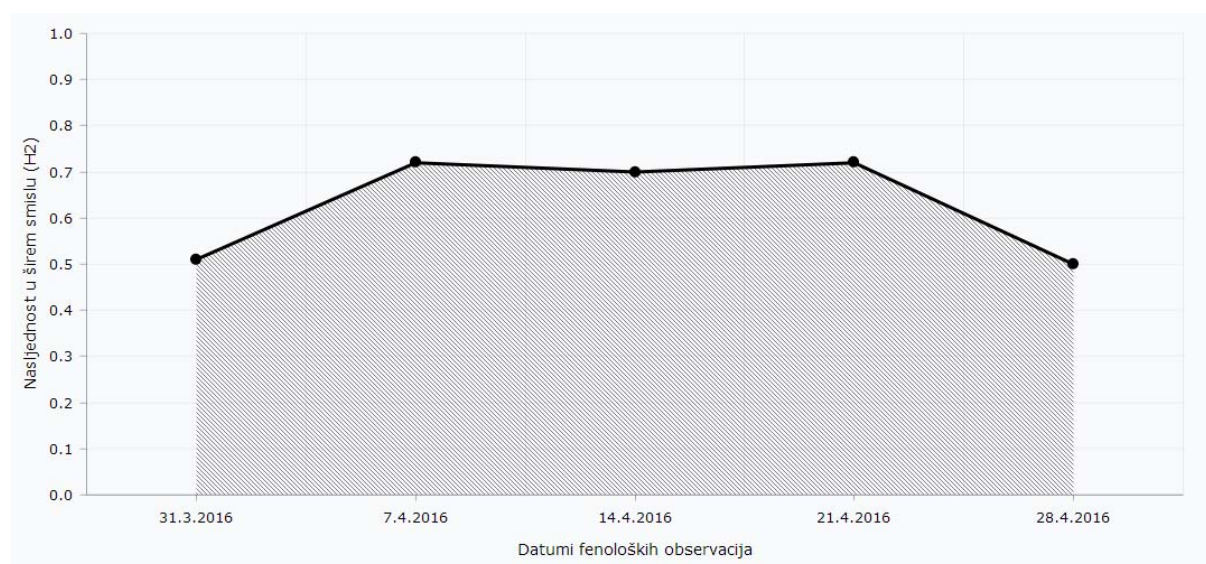
Redni broj	Datum opažanja	Zastupljenost fenoloških faza (%)						Genotipska varijanca (σ_G^2)	Varijanca okoliša (σ_E^2)	Fenotipska varijanca (σ_P^2)	Nasljednost u širem smislu (H^2)
		L1	L2	L3	L4	L5	L6				
1	31. 3. 2016.	73	27	0	0	0	0	0,10	0,10	0,20	0,51
2	7. 4. 2016.	0	29	25	41	4	0	0,61	0,24	0,85	0,72
3	14. 4. 2016.	0	0	11	26	59	4	0,38	0,16	0,54	0,70
4	21. 4. 2016.	0	0	0	12	27	61	0,35	0,14	0,49	0,72
5	28. 4. 2016.	0	0	0	0	13	87	0,06	0,06	0,13	0,50
6	5. 5. 2016.	0	0	0	0	0	100	0,00	0,00	0,00	-
Prosjeak											0,63



Slika 40. Udio varijance okoliša (σ_E^2) i genotipske varijance (σ_G^2) (KSP Nova Gradiška / 2016. god.)



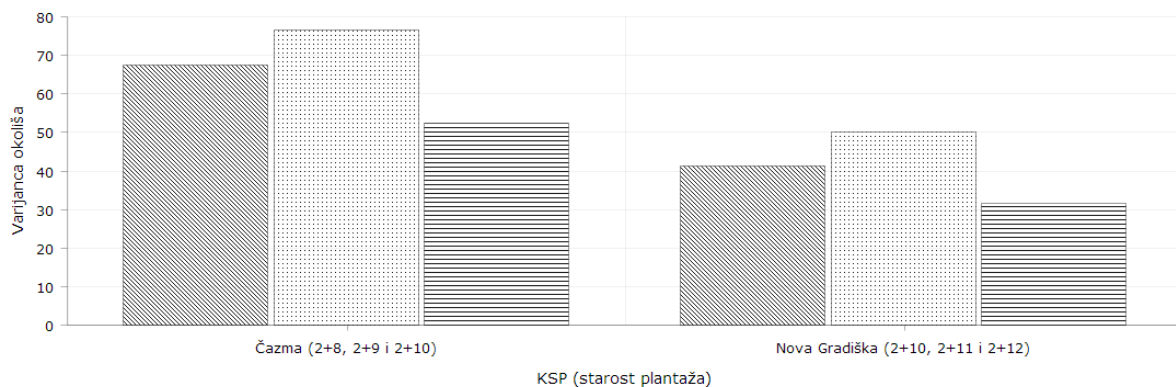
Slika 41. Trend odnosa genotipske varijance (σ_G^2) i varijance okoliša (σ_E^2) za 2016. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom)



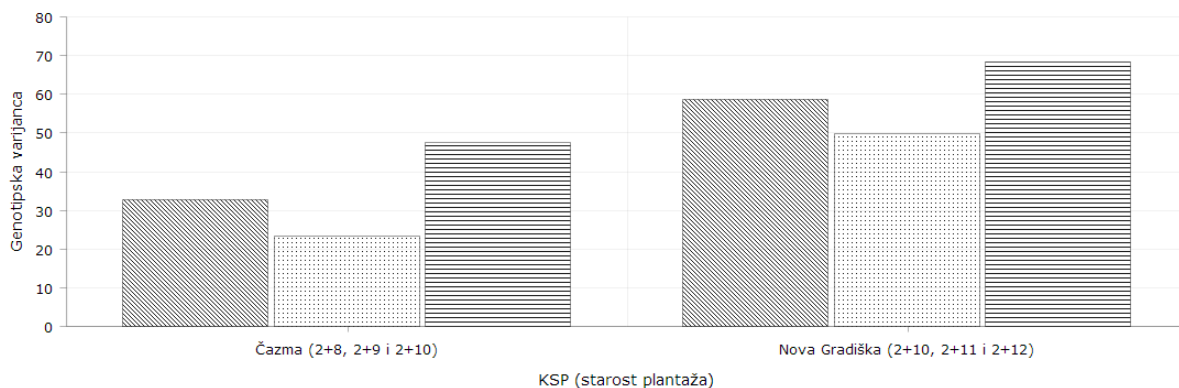
Slika 42. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu (H^2) za 2016. godinu

3.2.7. Komparativna analiza kvantitativnih parametara listanja između klonskih sjemenskih plantažama Čazma i Nova Gradiška

Na slici 43 prikazani su odnosi varijanci okoliša i pripadajućih starosti istraživanih klonskih sjemenskih plantaža, dok je na slici 44 prikazan odnos genotipskih varijanci također u odnosu na starost klonskih sjemenskih plantaža. U 2014. i 2016. godini u obje klonske sjemenske plantaže vrijednost varijanci okoliša se smanjivala dok se automatski vrijednost genotipskih varijanci povećavala. Godina 2015. ne pokazuje isti trend smanjivanja niti rasta kao prethodno navedene dvije godine gdje je vrijednost varijance okoliša porasla, a vrijednost genotipske varijance smanjila. Mogući razlozi obratnog trenda mogu biti znatno drugačiji uvjeti okoliša u smislu klimatoloških parametara tijekom 2015. godine u odnosu na prosječne i uobičajene klimatološke uvjete u istraživanom periodu kalendarske godine koji su negativno utjecali na vrijednosti genotipske varijance.

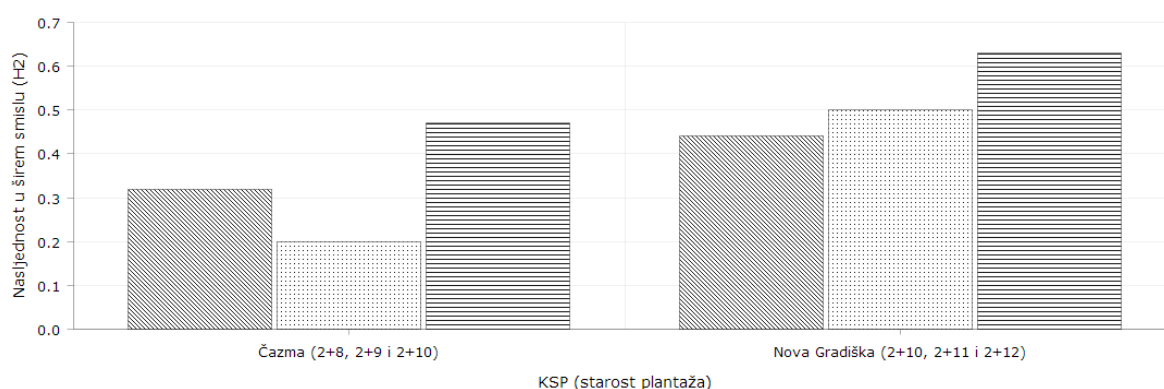


Slika 43. Vrijednosti varijanci okoliša (σ_E^2) u odnosu na starost plantaža

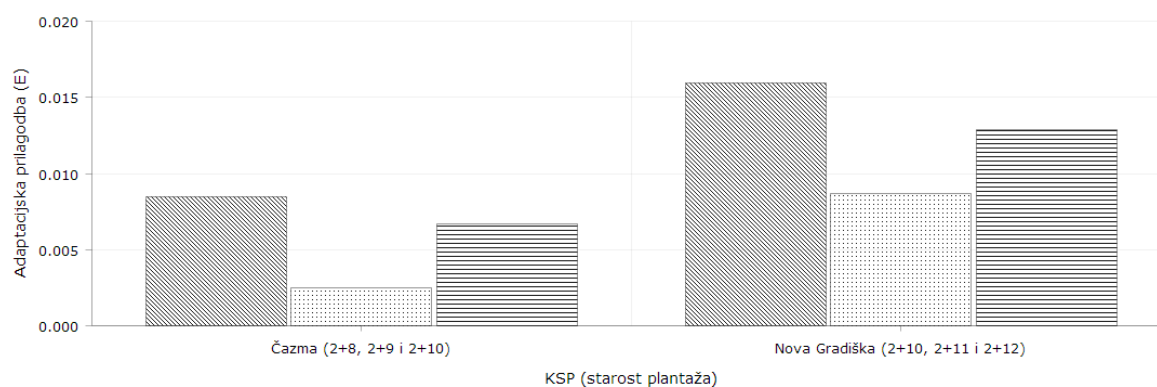


Slika 44. Vrijednosti genotipskih varijanci (σ_G^2) u odnosu na starost plantaža

Na slici 45 prikazani su odnosi vrijednosti nasljednosti u užem smislu i pripadajuće starosti istraživanih plantaža dok su na slici 46 prikazani odnosi vrijednosti adaptacijske prilagodbe s obzirom na kalendarske godine fenoloških motrenja (tablica 15). Kao i na prethodna dva grafička prikaza (slika 43, 44) i ovdje 2015. godina odudara od trenda koji pokazuju godine 2014. i 2016. Navedene godine pokazuju rast nasljednosti u širem smislu za svojstvo listanja, dok 2015. godine se dobiva obrnuti slijed, odnosno pad vrijednosti nasljednosti. Vrijednost adaptacijske prilagodbe istraživanoga svojstva listanja pokazuje trend smanjenja sa starošću istraživanih klonskih sjemenskih plantaža.



Slika 45. Vrijednosti nasljednosti u širem smislu (H^2) u odnosu na starost plantaža



Slika 46. Vrijednosti adaptacijske prilagodbe (E) u odnosu na godine fenoloških motrenja

Tablica 15. Vrijednosti adaptacijske prilagodbe u odnosu na starost klonskih sjemenskih plantaža

	Vrijednost adaptacijske prilagodbe (E)		
	Starost plantaža (godine)		
	2+8	2+9	2+10
KSP Čazma	0,0085	0,0025	0,0067
	2+10	2+11	2+12
KSP Nova Gradiška	0,0159	0,0087	0,0129

3.3. REZULTATI ISTRAŽIVANJA FENOLOŠKOG SVOJSTVA LISTANJA

3.3.1. Deskriptivna statistika

Deskriptivni statistički parametri procijenjeni su za sve tri istraživane godine (2014., 2015. i 2016.) na uzorku od 368 biljaka (96 klonova/četiri ramete po klonu) u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška, a rezultati su prikazani u tablici 16.

Tablica 16. Srednje vrijednosti nastupanja fenoloških faza listanja, te duljina razvoja lisne površine

Fenološka faza	KSP ČAZMA				KSP NOVA GRADIŠKA			
	Broj dana (od 1. siječnja)				Broj dana (od 1. siječnja)			
	2014.	2015.	2016.	Prosjek	2014.	2015.	2016.	Prosjek
L2	93	99	93	95	93	103	94	97
L3	99	105	97	100	98	109	97	101
L4	107	111	102	107	103	114	102	106
L5	116	116	108	113	110	117	108	112
L6	127	122	115	121	119	123	115	119
Duljina razvoja lista								
	34	23	22	26	26	20	21	22

Prosječne vrijednosti početka listanja (L2 faza) u obje klonske sjemenske plantaže godine 2014. i 2016. imaju približno identične vrijednosti (93/93 i 93/94), dok godina 2015. pokazuje tendenciju kasnijeg početka listanja (99/103). Prosjeci svih godina motrenja kroz šest razvojnih faza listanja pokazuju identične vrijednosti kako u KSP Čazma tako i u KSP Nova Gradiška (tablica 16). Duljina razvoja lista u klonskim sjemenskim plantažama u prosjeku je iznosila od 22 do 26 dana.

Tablica 17. Razlike u početku listanja između ranolistajućih i kasnolistajućih formi

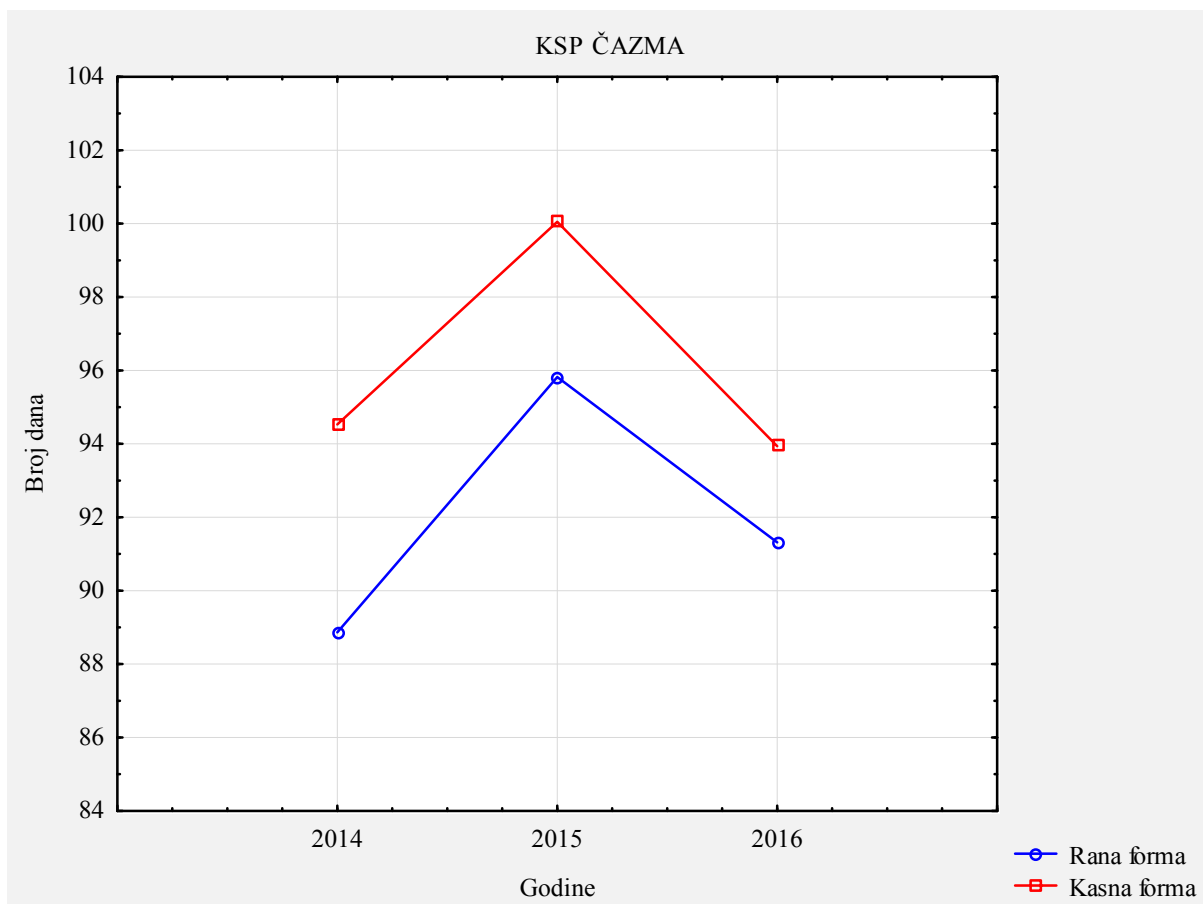
Razlika u početku listanja za istraživane godine				
	2014. godina	2015. godina	2016. godina	Prosjek
KSP Čazma	15	16	9	13
KSP Nova Gradiška	14	9	8	10
	Ukupni prosjek			12

Razlika u početku listanja između ranolistajućih i kasnolistajućih formi za sve tri godine istraživanja iznosila je u prosjeku 12 dana (tablica 17).

3.3.2. Ekotipske fenoforme

Ispitivanje postojanja ekotipskih fenoformi unutar analiziranih klonova provedeno je uz pomoć *k-means* klaster analize, a na osnovu početka listanja (L2 faza). Na slici 47 grafički je prikaz ekotipskih fenoformi za klonsku sjemensku plantažu Čazma. Na osnovu ukupnog broja biljaka (rameta), te kroz sve tri istraživane godine (2014., 2015. i 2016.) klonovi su klasteriranjem razvrstani u dvije ekotipske fenoforme (rana i kasna). Popis klonova pripadajućim ekotipskim fenoformama u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma prikazan je u tablici 18. U KSP Čazma zastupljeno je 31 % genotipova s tendencijom ranog listanja, te 69 % genotipova s tendencijom kasnog listanja (slika 48).

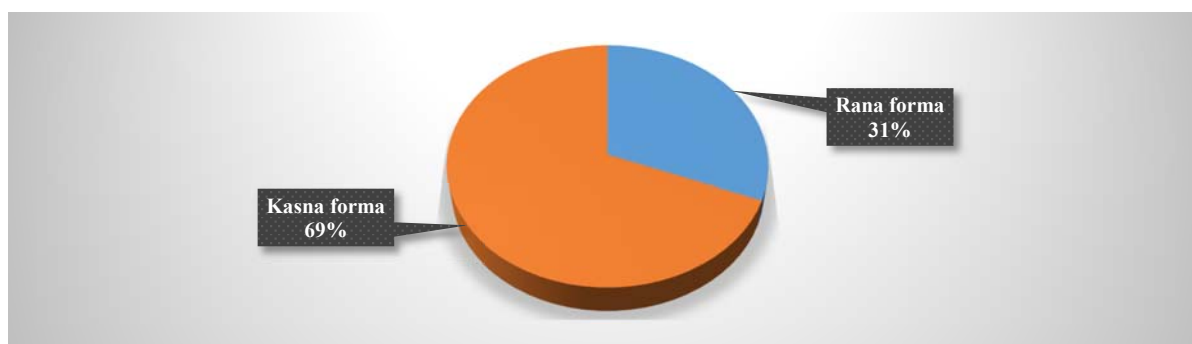
Na slici 49 prikazan je grafikon ekotipskih fenoformi za klonsku sjemensku plantažu Nova Gradiška. Popis klonova pripadajućim ekotipskim fenoformama u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška prikazan je u tablici 19. U KSP Nova Gradiška zastupljeno je 64 % genotipova s tendencijom ranog listanja, te 36 % genotipova s tendencijom kasnog listanja (slika 50).



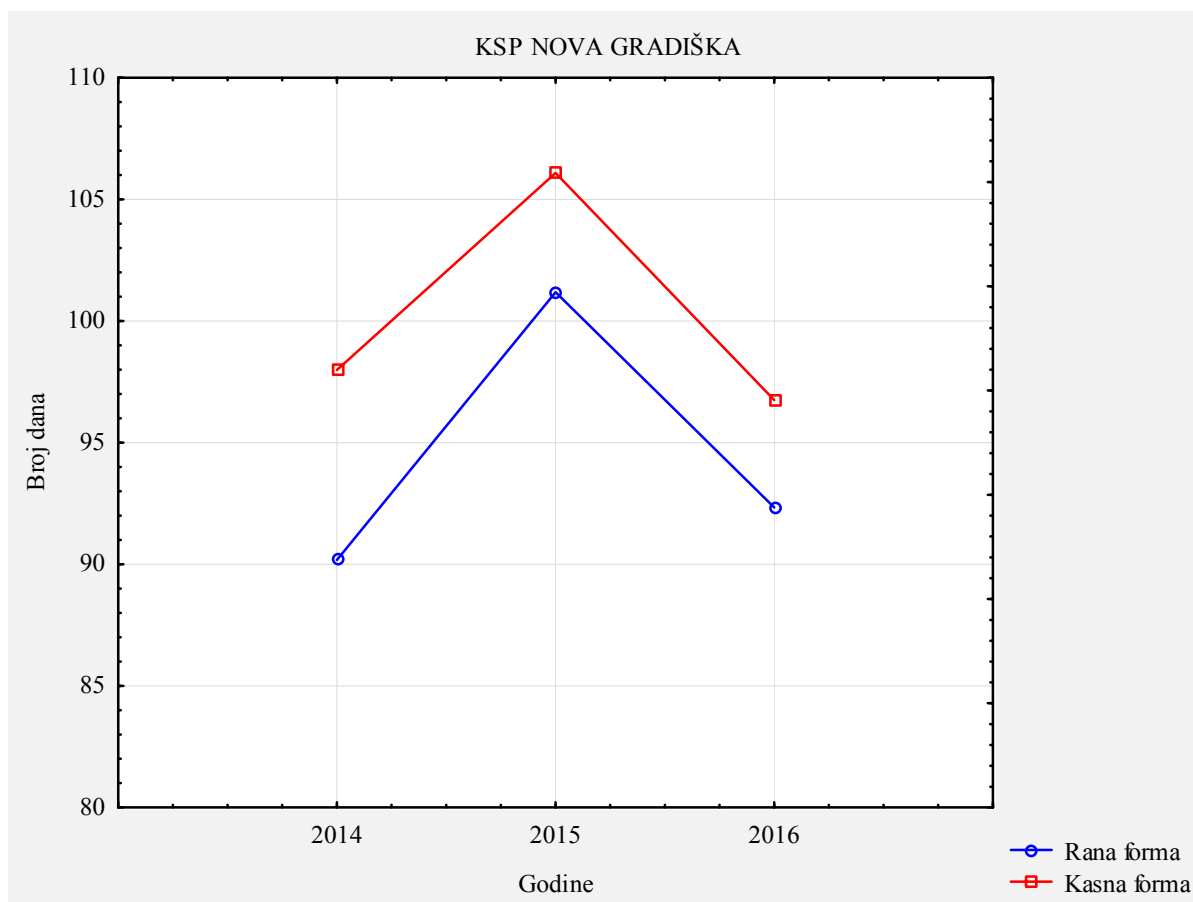
Slika 47. Ekotipske fenoforme poljskog jasena u KSP Čazma

Tablica 18. Pripadnost klonova ekotipskim fenotipovima u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma

Ekotipska forma	KSP ČAZMA
Rana	CA_02, CA_07, CA_10, CA_12, CA_13, CA_15, CA_34, CA_35, CA_38, CA_39, CA_43
Kasna	CA_01, CA_03, CA_04, CA_05, CA_06, CA_09, CA_11, CA_14, CA_16, CA_17, CA_19, CA_20, CA_21, CA_22, CA_23, CA_24, CA_25, CA_26, CA_28, CA_30, CA_31, CA_32, CA_36, CA_41, CA_42



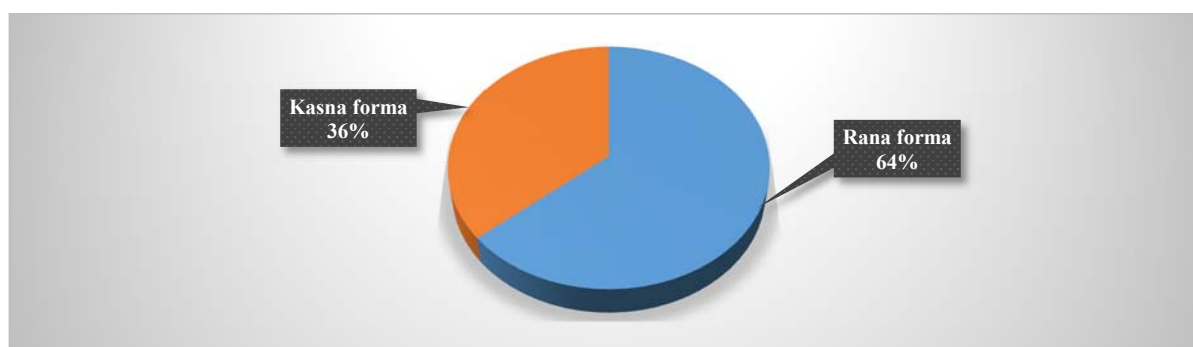
Slika 48. Udio ranih i kasnih ekotipskih formi u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma



Slika 49. Ekotipske fenotipove poljskog jasena u KSP Nova Gradiška

Tablica 19. Pripadnost klonova ekotipskim fenoformama u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška

Ekotipska forma	KSP NOVA GRADIŠKA
Rana	NG_01, NG_02, NG_03, NG_06, NG_12, NG_16, NG_17, NG_20, NG_21, NG_22, NG_23, NG_24, NG_25, NG_26, NG_27, NG_28, NG_29, NG_30, NG_33, NG_34, NG_35, NG_35, NG_36, NG_37, NG_38, NG_40, NG_42, NG_43, NG_44, NG_45, NG_46, NG_47, NG_48, NG_50, NG_51, NG_53, NG_54
Kasna	NG_04, NG_05, NG_07, NG_08, NG_09, NG_10, NG_11, NG_13, NG_14, NG_15, NG_18, NG_19, NG_31, NG_32, NG_39, NG_41, NG_49, NG_52, NG_55, NG_56



Slika 50. Udio ranih i kasnih ekotipskih formi u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška

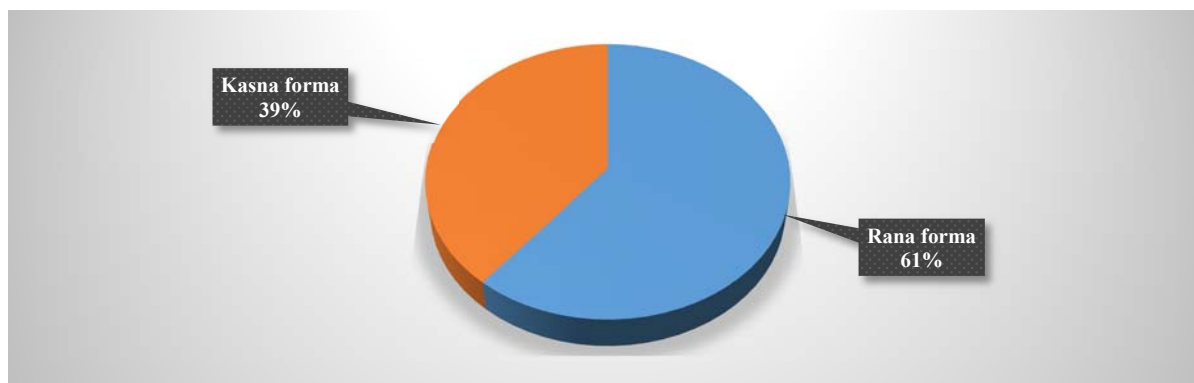
Tablica 20. Analiza varijance istraživanih ekotipskih formi

KSP ČAZMA				
Izvor varijabilnosti	Stupnjevi slobode	Godina (F vrijednost)		
		2014.	2015.	2016.
Ekotip	1	35,68*	42,11*	41,0*

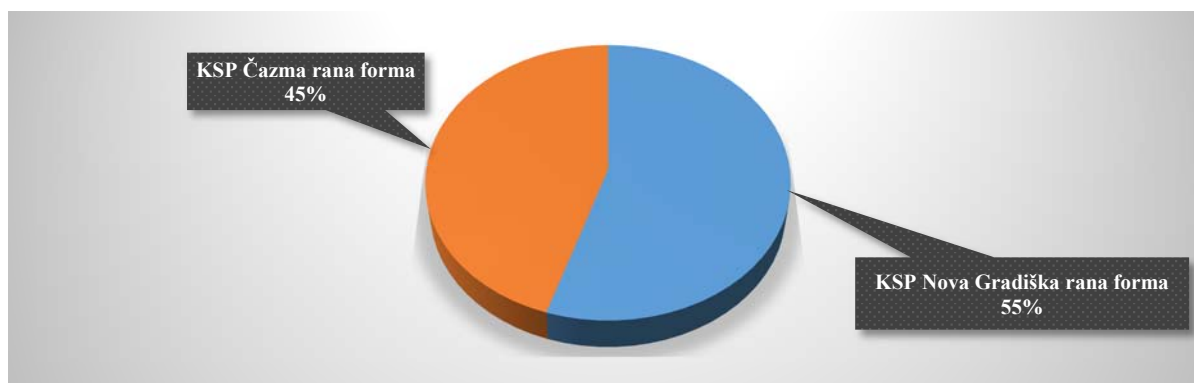
KSP NOVA GRADIŠKA				
Izvor varijabilnosti	Stupnjevi slobode	Godina (F vrijednost)		
		2014.	2015.	2016.
Ekotip	1	138,64*	99,2*	313,9*

Analizom varijance ispitane su razlike između dviju ekotipskih formi unutar klonskih sjemenskih plantaža. Unutar svih istraživanih godina utvrđene su statistički značajne razlike (tablica 20).

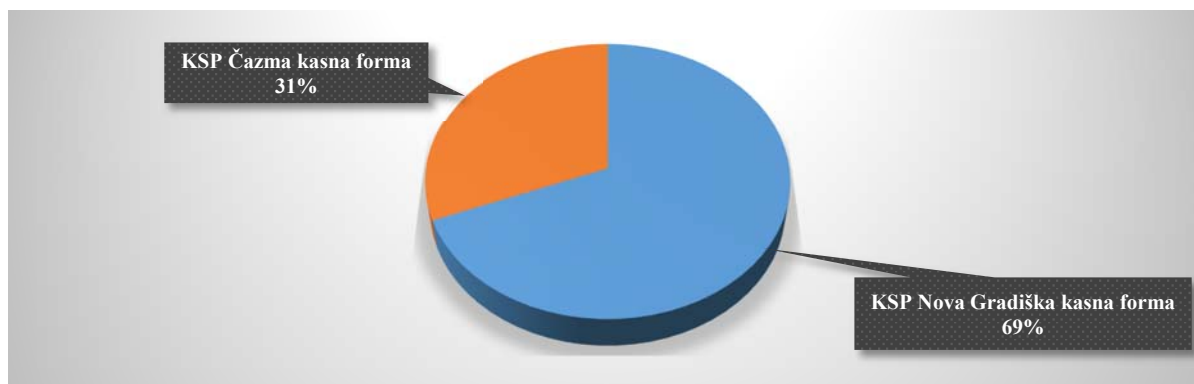
Od svih istraživanih genotipova unutar obje klonske sjemenske plantaže njih 61 % pokazuje tendenciju ranijeg, dok 39 % kasnijeg listanja (slika 51). Od svih ranih genotipova njih 45 % pripada klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma, dok ostatak od 55 % genotipova pripada klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška (slika 52). Unutar kasnih genotipova 31 % porijeklom je iz klonske sjemenske plantaže Čazma, a 69 % iz klonske sjemenske plantaže Nova Gradiška (slika 53).



Slika 51. Udio ranih i kasnih ekotipskih formi u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška



Slika 52. Udio ranih ekotipskih formi u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška



Slika 53. Udio kasnih ekotipskih formi u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška

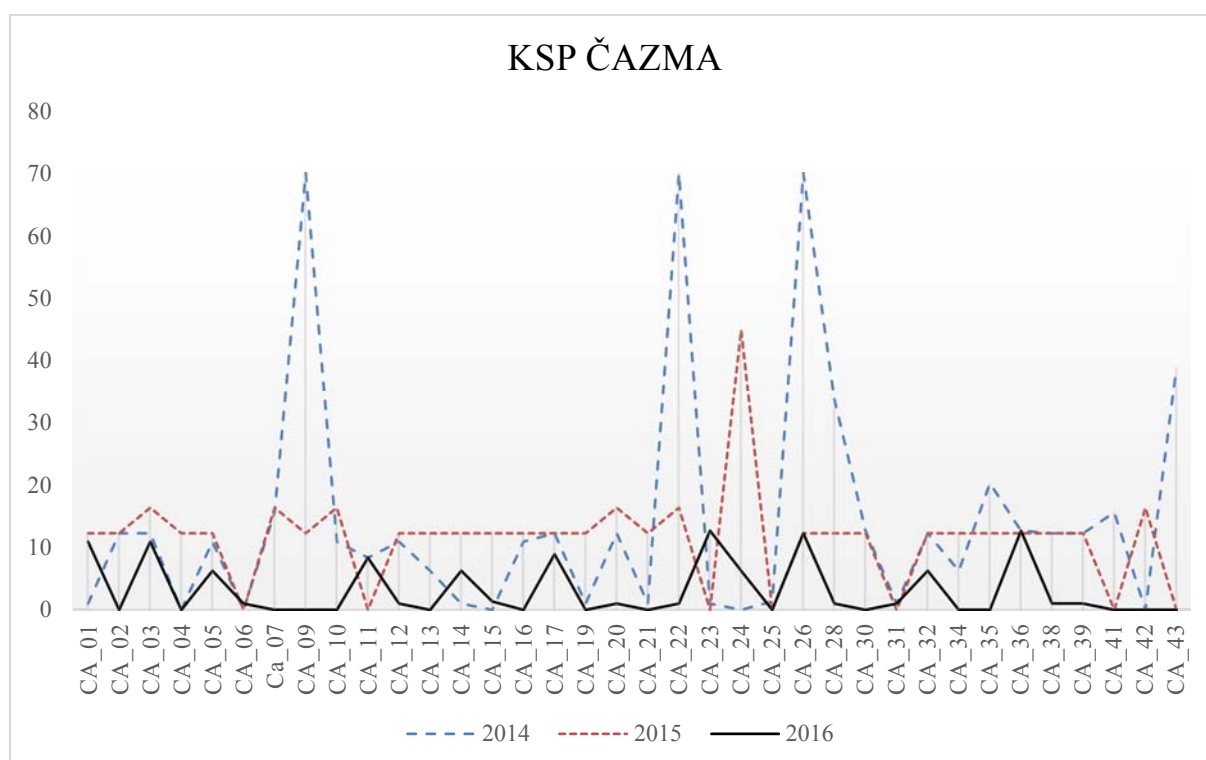
3.3.3. Analiza varijance za istraživane klonske sjemenske plantaže

Analizom varijance (ANOVA) ispitane su varijabilnosti početka listanja (L2 faza) na razini plantaža, klonova i godina unutar klonskih sjemenskih plantaža Čazma i Nova Gradiška. U tablici 21 prikazane su vrijednosti provedene analize varijance. Statistički značajne razlike utvrđene su kako na razini plantaža tako i na razini klonova i istraživanih godina.

Tablica 21. Analiza varijance istraživanih genotipova

Izvor varijabilnosti	Stupnjevi slobode	MS	F	p
Plantaže	1	768,00	22,20	0,000003
Klonovi (Plantaže)	90	103,17	3,63	0,000000
Godine	2	7985,00	384,70	0,000000
Plantaže x Godine	2	410,00	21,10	0,000000

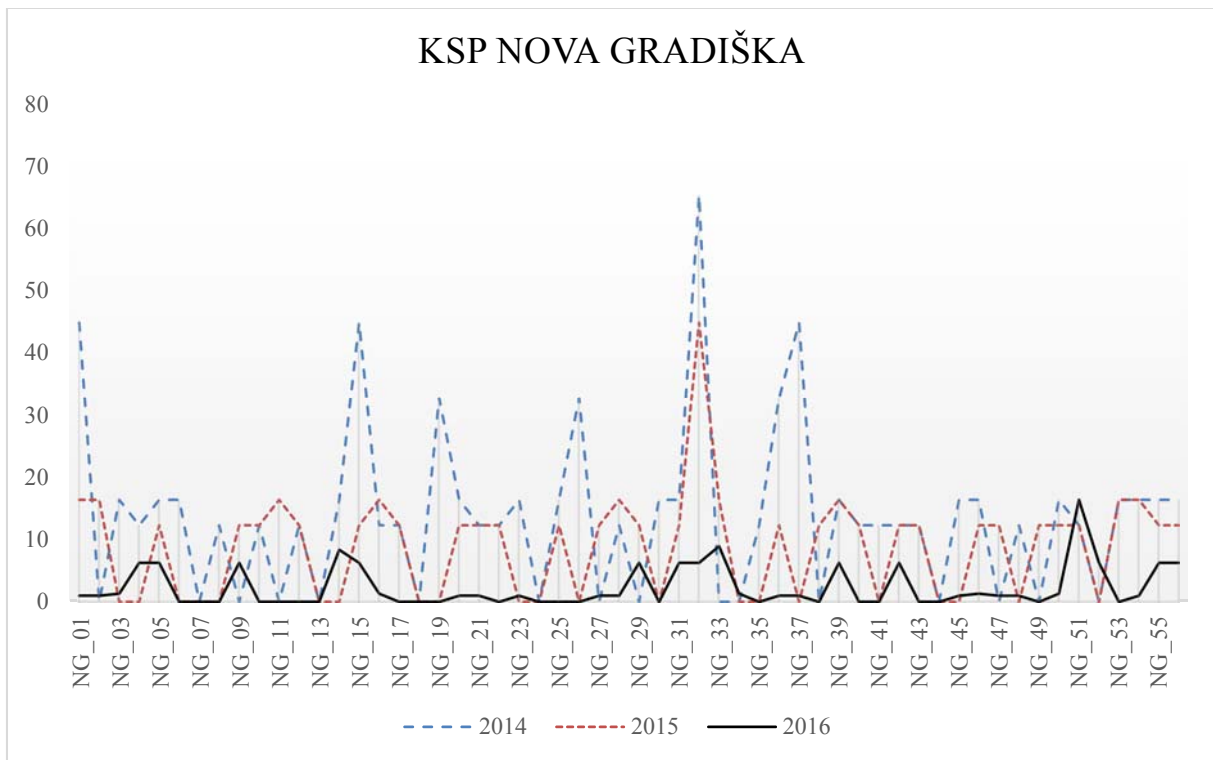
Koeficijent varijacije (CV %) kao pokazatelj unutarklonske varijabilnosti kroz istraživane godine (2014., 2015. i 2016.) u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma imao je vrijednosti 14, 11 i 3 % dok su u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška, te vrijednosti za istraživane godine iznosile 14, 9 i 2 % (slika 54, 55, 56).



Slika 54. Prosječni koeficijenti unutarklonske varijabilnosti (CV %) za promatrano svojstvo početka listanja kroz sve tri istraživane godine u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma

KSP ČAZMA				KSP NOVA GRADIŠKA			
Klon	Godine			Klon	Godine		
	2014	2015	2016		2014	2015	2016
CA_01	1	12	11	NG_01	45	16	1
CA_02	12	12	0	NG_02	0	16	1
CA_03	12	16	11	NG_03	16	0	1
CA_04	0	12	0	NG_04	12	0	6
CA_05	11	12	6	NG_05	16	12	6
CA_06	0	0	1	NG_06	16	0	0
CA_07	16	16	0	NG_07	0	0	0
CA_09	70	12	0	NG_08	12	0	0
CA_10	11	16	0	NG_09	0	12	6
CA_11	8	0	8	NG_10	12	12	0
CA_12	11	12	1	NG_11	0	16	0
CA_13	6	12	0	NG_12	12	12	0
CA_14	1	12	6	NG_13	0	0	0
CA_15	0	12	1	NG_14	16	0	8
CA_16	11	12	0	NG_15	45	12	6
CA_17	12	12	9	NG_16	12	16	1
CA_19	1	12	0	NG_17	12	12	0
CA_20	12	16	1	NG_18	0	0	0
CA_21	1	12	0	NG_19	33	0	0
CA_22	70	16	1	NG_20	16	12	1
CA_23	1	0	13	NG_21	12	12	1
CA_24	0	45	6	NG_22	12	12	0
CA_25	1	0	0	NG_23	16	0	1
CA_26	70	12	12	NG_24	0	0	0
CA_28	34	12	1	NG_25	16	12	0
CA_30	13	12	0	NG_26	33	0	0
CA_31	1	0	1	NG_27	0	12	1
CA_32	12	12	6	NG_28	12	16	1
CA_34	6	12	0	NG_29	0	12	6
CA_35	20	12	0	NG_30	16	0	0
CA_36	13	12	13	NG_31	16	12	6
CA_38	12	12	1	NG_32	65	45	6
CA_39	12	12	1	NG_33	0	16	9
CA_41	16	0	0	NG_34	0	0	1
CA_42	0	16	0	NG_35	12	0	0
CA_43	39	0	0	NG_36	33	12	1
				NG_37	45	0	1
				NG_38	0	12	0
				NG_39	16	16	6
				NG_40	12	12	0
				NG_41	12	0	0
				NG_42	12	12	6
				NG_43	12	12	0
				NG_44	0	0	0
				NG_45	16	0	1
				NG_46	16	12	1
				NG_47	0	12	1
				NG_48	12	0	1
				NG_49	0	12	0
				NG_50	16	12	1
				NG_51	12	12	16
				NG_52	0	0	6
				NG_53	16	16	0
				NG_54	16	16	1
				NG_55	16	12	6
				NG_56	16	12	6

Slika 55. Vrijednosti unutarklonske varijabilnosti (CV %) u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška



Slika 56. Prosječni koeficijenti unutarklonske varijabilnosti (CV %) za promatrano svojstvo početka listanja kroz sve tri istraživane godine u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška

3.3.4. Pozitivne temperaturne sume

Mogućnost primjene modela GDD u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma

Implementacijom modela GDD s ciljem što preciznijeg predviđanja početka listanja poljskog jasena ispitano je 20 temperaturnih pragova, te su vrijednosti svakog praga računane sa tri različita početna datuma sumiranja (1. studeni, 1. prosinac i 1. siječanj). Vrijednosti GDD-a stavljene su u korelacijske odnose s vrijednostima početka listanja svih istraživanih biljaka u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma. Rezultati pokazuju najvišu vrijednost korelacijskog koeficijenta (r) za vrijednost GDD-a kod temperaturnog praga 13, a za početno vrijeme sumiranja 1. studeni. Vrijednost korelacijskog koeficijenta iznosi 0,83 (tablica 23). U tablici 22 priložene su vrijednosti temperaturnih suma za ispitivane temperaturne pragove.

Tablica 22. Prosječne GDD vrijednosti s obzirom na različite temperaturne pragove u KSP Čazma

Broj dana	GDD_(1)_STU	GDD_(1)_PRO	GDD_(1)_SIJ	GDD_(2)_STU	GDD_(2)_PRO	GDD_(2)_SIJ
	810	600	500	682	501	423
	GDD_(3)_STU	GDD_(3)_PRO	GDD_(3)_SIJ	GDD_(4)_STU	GDD_(4)_PRO	GDD_(4)_SIJ
	563	408	350	453	324	280
	GDD_(5)_STU	GDD_(5)_PRO	GDD_(5)_SIJ	GDD_(6)_STU	GDD_(6)_PRO	GDD_(6)_SIJ
	354	247	215	267	180	158
	GDD_(7)_STU	GDD_(7)_PRO	GDD_(7)_SIJ	GDD_(8)_STU	GDD_(8)_PRO	GDD_(8)_SIJ
	198	130	114	145	91	81
	GDD_(9)_STU	GDD_(9)_PRO	GDD_(9)_SIJ	GDD_(10)_STU	GDD_(10)_PRO	GDD_(10)_SIJ
	103	62	59	72	42	39
	GDD_(11)_STU	GDD_(11)_PRO	GDD_(11)_SIJ	GDD_(12)_STU	GDD_(12)_PRO	GDD_(12)_SIJ
	47	26	26	28	15	15
	GDD_(13)_STU	GDD_(13)_PRO	GDD_(13)_SIJ	GDD_(14)_STU	GDD_(14)_PRO	GDD_(14)_SIJ
	15	8	8	7	3	3
	GDD_(15)_STU	GDD_(15)_PRO	GDD_(15)_SIJ	GDD_(16)_STU	GDD_(16)_PRO	GDD_(16)_SIJ
	3	4	4	2	3	3
	GDD_(17)_STU	GDD_(17)_PRO	GDD_(17)_SIJ	GDD_(18)_STU	GDD_(18)_PRO	GDD_(18)_SIJ
	2	2	2	2	2	2
	GDD_(19)_STU	GDD_(19)_PRO	GDD_(19)_SIJ	GDD_(20)_STU	GDD_(20)_PRO	GDD_(20)_SIJ
	1	1	1	0	0	0

Tablica 23. Korelacijski odnosi početka listanja s različitim GDD vrijednostima s obzirom na različite temperaturne pragove u KSP Čazma

Broj dana	GDD_(1)_STU	GDD_(1)_PRO	GDD_(1)_SIJ	GDD_(2)_STU	GDD_(2)_PRO	GDD_(2)_SIJ
	0,619976	0,281357	0,023526	0,579868	0,032164	-0,010363
	GDD_(3)_STU	GDD_(3)_PRO	GDD_(3)_SIJ	GDD_(4)_STU	GDD_(4)_PRO	GDD_(4)_SIJ
	0,553988	0,031344	-0,011004	0,179656	0,025748	-0,011004
	GDD_(5)_STU	GDD_(5)_PRO	GDD_(5)_SIJ	GDD_(6)_STU	GDD_(6)_PRO	GDD_(6)_SIJ
	0,179656	0,023526	-0,049991	0,346977	0,025748	-0,011004
	GDD_(7)_STU	GDD_(7)_PRO	GDD_(7)_SIJ	GDD_(8)_STU	GDD_(8)_PRO	GDD_(8)_SIJ
	0,622367	0,056439	0,047980	0,632630	0,057259	0,055799
	GDD_(9)_STU	GDD_(9)_PRO	GDD_(9)_SIJ	GDD_(10)_STU	GDD_(10)_PRO	GDD_(10)_SIJ
	0,632630	0,055799	0,059453	0,623218	0,059526	0,059526
	GDD_(11)_STU	GDD_(11)_PRO	GDD_(11)_SIJ	GDD_(12)_STU	GDD_(12)_PRO	GDD_(12)_SIJ
	0,581104	0,014824	0,055444	0,581970	0,107642	0,107642
	GDD_(13)_STU	GDD_(13)_PRO	GDD_(13)_SIJ	GDD_(14)_STU	GDD_(14)_PRO	GDD_(14)_SIJ
	0,831632	0,124903	0,124903	0,688192	0,282199	0,282199
	GDD_(15)_STU	GDD_(15)_PRO	GDD_(15)_SIJ	GDD_(16)_STU	GDD_(16)_PRO	GDD_(16)_SIJ
	0,505368	0,039943	0,039943	0,380468	-0,047489	-0,047489
	GDD_(17)_STU	GDD_(17)_PRO	GDD_(17)_SIJ	GDD_(18)_STU	GDD_(18)_PRO	GDD_(18)_SIJ
	0,214849	0,214849	0,214849	0,343206	0,343206	0,343206
	GDD_(19)_STU	GDD_(19)_PRO	GDD_(19)_SIJ	GDD_(20)_STU	GDD_(20)_PRO	GDD_(20)_SIJ
	0,139612	0,139612	0,139612	0,139612	0,139612	0,139612

Mogućnost primjene modela GDD u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška

Isti model GDD-a implementiran je i u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška gdje su također vrijednosti GDD-a stavljene u korelacijske odnose s vrijednostima početka listanja svih istraživanih biljaka. Rezultati pokazuju najvišu vrijednost korelacijskog koeficijenta (r) za vrijednost GDD-a kod temperaturnog praga 15, sa početnim vremenom sumiranja od 1. studenog. Vrijednost korelacijskog koeficijenta iznosi 0,82 (tablica 25). U tablici 24 priložene su vrijednosti temperaturnih suma za ispitivane temperaturne pragove.

Tablica 24. Prosječne GDD vrijednosti s obzirom na različite temperaturne pragove u KSP Nova Gradiška

Broj dana	GDD_(1)_STU	GDD_(1)_PRO	GDD_(1)_SIJ	GDD_(2)_STU	GDD_(2)_PRO	GDD_(2)_SIJ
	845	624	526	714	521	445
	GDD_(3)_STU	GDD_(3)_PRO	GDD_(3)_SIJ	GDD_(4)_STU	GDD_(4)_PRO	GDD_(4)_SIJ
	591	424	368	477	335	296
	GDD_(5)_STU	GDD_(5)_PRO	GDD_(5)_SIJ	GDD_(6)_STU	GDD_(6)_PRO	GDD_(6)_SIJ
	376	256	230	287	188	172
	GDD_(7)_STU	GDD_(7)_PRO	GDD_(7)_SIJ	GDD_(8)_STU	GDD_(8)_PRO	GDD_(8)_SIJ
	212	133	124	153	92	87
	GDD_(9)_STU	GDD_(9)_PRO	GDD_(9)_SIJ	GDD_(10)_STU	GDD_(10)_PRO	GDD_(10)_SIJ
	110	64	62	78	44	44
	GDD_(11)_STU	GDD_(11)_PRO	GDD_(11)_SIJ	GDD_(12)_STU	GDD_(12)_PRO	GDD_(12)_SIJ
	53	29	29	34	19	19
	GDD_(13)_STU	GDD_(13)_PRO	GDD_(13)_SIJ	GDD_(14)_STU	GDD_(14)_PRO	GDD_(14)_SIJ
	21	14	14	11	7	7
	GDD_(15)_STU	GDD_(15)_PRO	GDD_(15)_SIJ	GDD_(16)_STU	GDD_(16)_PRO	GDD_(16)_SIJ
	6	4	4	3	4	4
	GDD_(17)_STU	GDD_(17)_PRO	GDD_(17)_SIJ	GDD_(18)_STU	GDD_(18)_PRO	GDD_(18)_SIJ
	1	3	3	1	1	1
	GDD_(19)_STU	GDD_(19)_PRO	GDD_(19)_SIJ	GDD_(20)_STU	GDD_(20)_PRO	GDD_(20)_SIJ
	0	0	0	0	0	0

Tablica 25. Korelacijski odnosi početka listanja s različitim GDD vrijednostima s obzirom na različite temperaturne pragove u KSP Nova Gradiška

Broj dana	GDD_(1)_STU	GDD_(1)_PRO	GDD_(1)_SIJ	GDD_(2)_STU	GDD_(2)_PRO	GDD_(2)_SIJ
	0,243029	-0,140230	-0,300181	-0,140230	-0,277330	-0,316158
	GDD_(3)_STU	GDD_(3)_PRO	GDD_(3)_SIJ	GDD_(4)_STU	GDD_(4)_PRO	GDD_(4)_SIJ
	-0,140230	-0,300181	-0,316158	-0,277330	-0,316158	-0,330802
	GDD_(5)_STU	GDD_(5)_PRO	GDD_(5)_SIJ	GDD_(6)_STU	GDD_(6)_PRO	GDD_(6)_SIJ
	-0,289530	-0,316158	-0,330802	-0,242616	-0,316982	-0,330802
	GDD_(7)_STU	GDD_(7)_PRO	GDD_(7)_SIJ	GDD_(8)_STU	GDD_(8)_PRO	GDD_(8)_SIJ
	-0,093316	-0,316982	-0,317962	0,080493	-0,301006	-0,316982
	GDD_(9)_STU	GDD_(9)_PRO	GDD_(9)_SIJ	GDD_(10)_STU	GDD_(10)_PRO	GDD_(10)_SIJ
	0,224077	-0,254092	-0,270068	0,241625	-0,118435	-0,118435
	GDD_(11)_STU	GDD_(11)_PRO	GDD_(11)_SIJ	GDD_(12)_STU	GDD_(12)_PRO	GDD_(12)_SIJ
	0,241625	-0,118435	-0,118435	0,218632	-0,146754	-0,146754
	GDD_(13)_STU	GDD_(13)_PRO	GDD_(13)_SIJ	GDD_(14)_STU	GDD_(14)_PRO	GDD_(14)_SIJ
	0,269702	-0,104858	-0,104858	0,264695	-0,268094	-0,268094
	GDD_(15)_STU	GDD_(15)_PRO	GDD_(15)_SIJ	GDD_(16)_STU	GDD_(16)_PRO	GDD_(16)_SIJ
	0,818175	-0,396668	-0,396668	0,655030	-0,307892	-0,307892
	GDD_(17)_STU	GDD_(17)_PRO	GDD_(17)_SIJ	GDD_(18)_STU	GDD_(18)_PRO	GDD_(18)_SIJ
	0,690131	-0,124037	-0,124037	0,653025	0,063046	0,063046
	GDD_(19)_STU	GDD_(19)_PRO	GDD_(19)_SIJ	GDD_(20)_STU	GDD_(20)_PRO	GDD_(20)_SIJ
	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000

Zahtjevi za pozitivnim temperaturnim sumama na osnovu varijabli pozitivnih prosječnih dnevnih temperatura suhog termometra

U drugom dijelu istraživanja pozitivnih temperaturnih suma ispitani su korelacijskih odnosi između početka listanja i pozitivnih prosječnih dnevnih temperatura suhog termometra. Po uzoru na tri različita početna datuma sumiranja (1. studeni, 1. prosinac te 1. siječanj) u prethodnom poglavlju, ista metodologija je primjenjena i ovdje s time da su testirane pozitivne sume iznad 0 °C i iznad 5 °C. U klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma statistički najznačajniji korelacijski koeficijent kod suma iznad 0 °C iznosio je 0,46 za razdoblje sumiranja od 1. studenog, dok je statistički najznačajniji korelacijski koeficijent za klonsku sjemensku plantažu Nova Gradiška iznosio 0,82 također za razdoblje početnog sumiranja od 1. studenog (tablica 26). Za temperaturne sume iznad 5 °C najviši korelacijski koeficijent u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma iznosio je 0,35 za razdoblje sumiranja od 1. studenog, dok je u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška najznačajniji korelacijski koeficijent iznosio 0,27 također za razdoblje sumiranja od 1. studenog (tablica 27).

Tablica 26. Korelacijski odnosi početka listanja s različitim vrijednostima srednjih pozitivnih temperatura iznad 0 °C

KSP ČAZMA				
	Broj dana	Prosjeak studeni	Prosjeak prosinac	Prosjeak siječanj
Broj dana	1,000000	0,456001	0,288042	-0,010363

KSP NOVA GRADIŠKA				
	Broj dana	Prosjeak studeni	Prosjeak prosinac	Prosjeak siječanj
Broj dana	1,000000	0,827869	0,282453	0,181130

Tablica 27. Korelacijski odnosi početka listanja s različitim vrijednostima srednjih pozitivnih temperatura iznad 5 °C

KSP ČAZMA				
	Broj dana	Prosjeak studeni	Prosjeak prosinac	Prosjeak siječanj
Broj dana	1,000000	0,345201	0,207500	-0,023877

KSP NOVA GRADIŠKA				
	Broj dana	Prosjeak studeni	Prosjeak prosinac	Prosjeak siječanj
Broj dana	1,000000	0,273934	0,181130	-0,140230

3.3.5. Negativne temperaturne sume

Negativne temperaturne jedinice prema modelu DMCP (*Dynamic model chilling portions*)

Vrijednosti negativnih temperaturnih jedinica potrebnih za početak listanja, izračunatih prema DMCP modelu, prikazane su u tablici 28. Vrijednosti negativnih temperaturnih jedinica po DMCP modelu nisu statistički značajno različite između istraživanih genotipova klonskih sjemenskih plantaža Čazma i Nova Gradiška (tablica 29).

Tablica 28. Vrijednosti negativnih temperaturnih jedinica po modelu DMCP za KSP Čazma i Nova Gradiška

Godine	Početak mjerenja	Plantaža	
		KSP ČAZMA	KSP NOVA GRADIŠKA
2014.	Studeni	98	96
	Prosinac	76	75
	Siječanj	56	56
2015.	Studeni	109	104
	Prosinac	89	87
	Siječanj	68	66
2016.	Studeni	93	92
	Prosinac	78	77
	Siječanj	57	57
Prosjeck	Studeni	100	97
	Prosinac	81	80
	Siječanj	60	60

Tablica 29. Analiza varijance za negativne temperaturne jedinice po DMCP modelu

Izvor varijabilnosti	Stupnjevi slobode	F	p
Klonske sjemenske plantaže	1	0,0346	0,854

Zahtjevi početka listanja za negativnim temperaturnim sumama na osnovu varijabli prosječnih dnevnih temperatura suhog termometra

U prvom dijelu istraživanja ispitane su temperaturne sume prosječnih dnevnih temperatura i to sve one sume ispod 5 °C, te zatim sve sume ispod 0 °C. Dobivene vrijednosti su također stavljene u korelacijski odnos s vrijednostima početka listanja. Prikazane su samo vrijednosti suma od 1. siječnja. U tablici 30 prikazane su vrijednosti temperaturnih suma za klonsku sjemensku plantažu Čazma, dok su u tablici 31 prikazane vrijednosti temperaturnih suma za klonsku sjemensku plantažu Nova Gradiška.

Tablica 30. Vrijednosti korelacijskih koeficijenata i temperaturnih suma manjih od 5 °C i 0 °C (od 1. siječnja) za početak listanja u KSP Čazma

KSP ČAZMA					
Temperature	Korelacijski koeficijent	Vrijednosti temperaturnih suma po godinama			
		2014.	2015.	2015.	
<5	0,43	-5,4	62,7	20	
<0	0,53	-29,8	-21,1	-40,9	

Tablica 31. Vrijednosti korelacijskih koeficijenata i temperaturnih suma manjih od 5 °C i 0 °C (od 1. siječnja) za početak listanja u KSP Nova Gradiška

KSP NOVA GRADIŠKA					
Temperature	Korelacijski koeficijent	Vrijednosti temperaturnih suma po godinama			
		2014.	2015.	2015.	
<5	0,64	16,3	80,9	15,5	
<0	0,64	-23,9	-18,6	-44	

U drugom dijelu istraživanja ispitane su temperaturne sume unutar određenih temperaturnih vrijednosti (I. od 0 °C do 5 °C, II. od -5 °C do 0 °C, III. od -10 °C do -5 °C) čije su vrijednosti prikazane u tablicama 32 i 33. Korelacijski koeficijenti između temperaturnih suma i vrijednosti početka listanja pokazuju značajnije rezultate za vrijednosti temperaturnih suma unutar intervala od -5 °C do 0 °C te unutar intervala od -10 °C do -5 °C, za razliku od

temperaturnih suma unutar intervala od 0 °C do 5 °C gdje su vrijednosti korelacijskih koeficijenata manje.

Tablica 32. Vrijednosti korelacijskih koeficijenata i temperaturnih suma tri različita temperaturna intervala (od 1. siječnja) u odnosu na početak listanja u KSP Čazma

KSP ČAZMA				
Temperaturni interval	Korelacijski koeficijent	Vrijednosti temperaturnih suma		
		po godinama		
		2014.	2015.	2015.
od 0 °C do 5 °C	0,43	29,4	88,8	65,9
od -5 °C do 0 °C	0,53	-18,9	-14,2	-27,9
od -10 °C do -5 °C	0,53	-10,9	-6,9	-13

Tablica 33. Vrijednosti korelacijskih koeficijenata i temperaturnih suma tri različita temperaturna intervala (od 1. siječnja) u odnosu na početak listanja u KSP Nova Gradiška

KSP NOVA GRADIŠKA				
Temperaturni interval	Korelacijski koeficijent	Vrijednosti temperaturnih suma		
		po godinama		
		2014.	2015.	2015.
od 0 °C do 5 °C	0,61	45,2	114,5	69,5
od -5 °C do 0 °C	0,64	-12,4	-10,6	-29,2
od -10 °C do -5 °C	0,64	-11,5	-8	-14,8

3.3.6. Oborine

Za varijablu oborina uzete su dnevne vrijednosti za sve tri istraživane godine (2014., 2015. i 2016.), te su sumirane po istoj metodologiji sa tri različita početna datuma sumiranja (1. studeni, 1. prosinac i 1. siječanj). Vrijednosti su ispitane korelacijama sa dobivenim vrijednostima početka listanja. U klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma dobivena je negativna korelacija između početka listanja i oborina, te je korelacijski koeficijent iznosio -0,34 i to za varijablu oborina sumiranu s početnim datumom 1. siječanj. U klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška dobivena je pozitivna korelacija, te je korelacijski koeficijent iznosio 0,73 za varijablu oborina sumiranu s početnim datumom 1. prosinac (tablica 34).

Tablica 34. Korelacijski odnosi varijabli oborina i varijable početka listanja

KSP ČAZMA				
	Broj dana	Oborine studeni	Oborine prosinac	Oborine siječanj
Broj dana	1,000000	-0,245130	0,083244	-0,337538

KSP NOVA GRADIŠKA				
	Broj dana	Oborine studeni	Oborine prosinac	Oborine siječanj
Broj dana	1,000000	0,162788	0,729664	0,109751

3.3.7. Dnevno isijavanje Sunca

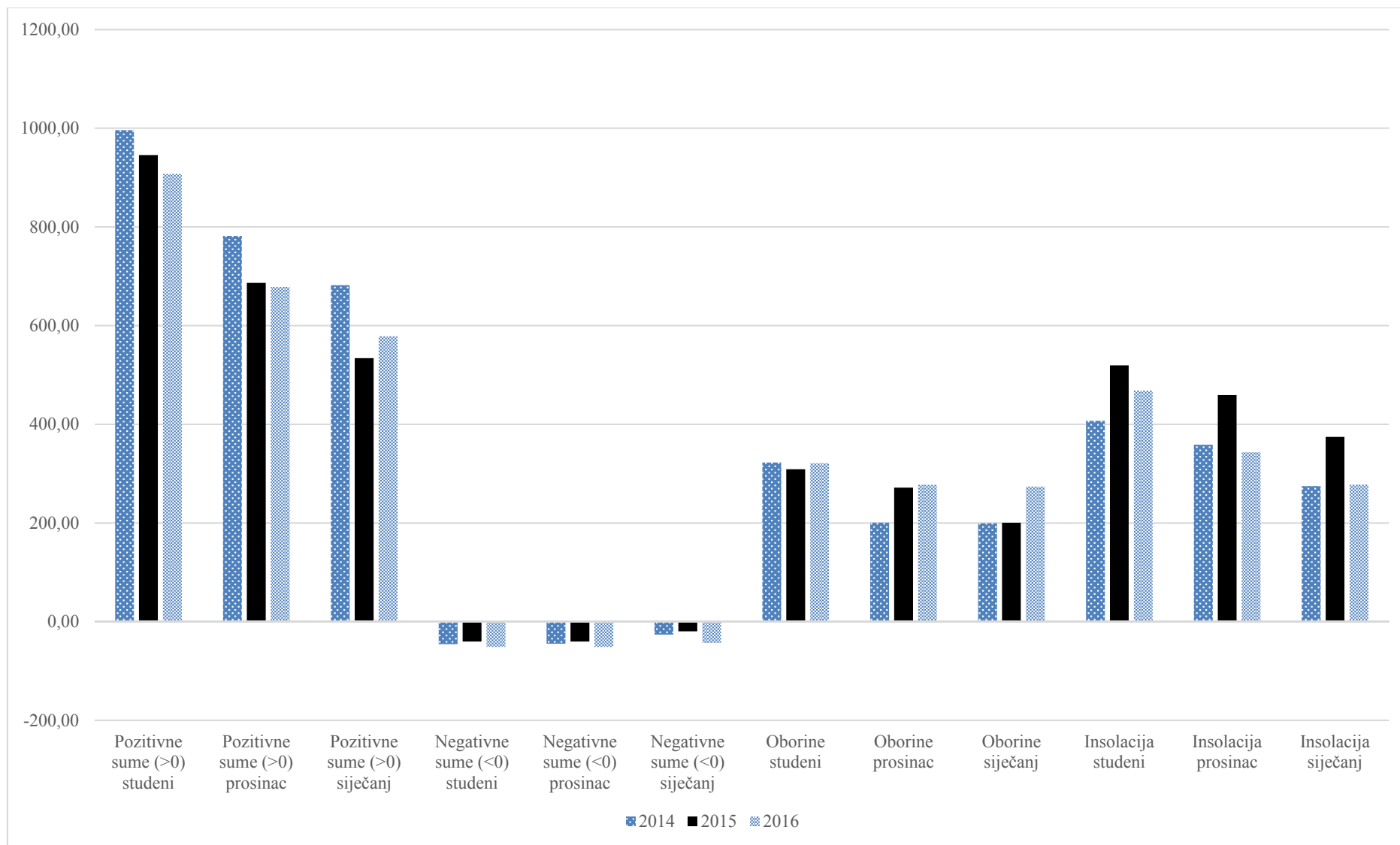
U dijelu ispitivanja dnevnog isijavanja sunca kao klimatološke varijable uzete su dnevne vrijednosti sijanja Sunca u satima. Po prethodnoj metodologiji vrijednosti su sumirane sa tri različita početna datuma mjerenja (1. studeni, 1. prosinac i 1. siječanj) te su dobivene vrijednosti stavljene u korelaciju s vrijednostima početka listanja. Statistički značajne korelacije u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma dobivene su za varijablu dnevnog isijavanja sunca sumiranu od 1. siječnja gdje je korelacijski koeficijent iznosio 0,89. U klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška statistički značajne korelacije dobivene su za varijablu dnevnog isijavanja sunca sumiranu također od 1. siječnja, a korelacijski koeficijent iznosio je 0,96 (tablica 35).

Tablica 35. Korelacijski odnosi varijabli dnevnog isijavanja sunca i varijable početka listanja

KSP ČAZMA				
	Broj dana	Insolacija studeni	Insolacija prosinac	Insolacija siječanj
Broj dana	1,000000	0,769545	0,859517	0,889528

KSP NOVA GRADIŠKA				
	Broj dana	Insolacija studeni	Insolacija prosinac	Insolacija siječanj
Broj dana	1,000000	0,800330	0,944998	0,958120

Od svih istraživanih klimatoloških varijabli i njihovih podvarijabli, 2015. godinu karakterizira srazmjerno manje ukupnih količina negativnih temperaturnih suma, te veće vrijednosti dnevnih insolacija do perioda početka listanja poljskog jasena (slika 57).



Slika 57. Srednje vrijednosti svih istraživanih klimatoloških varijabli sumarno za obje klonske sjemenske plantaže

3.4. REZULTATI ISTRAŽIVANJA FENOLOŠKOG SVOJSTVA CVJETANJA

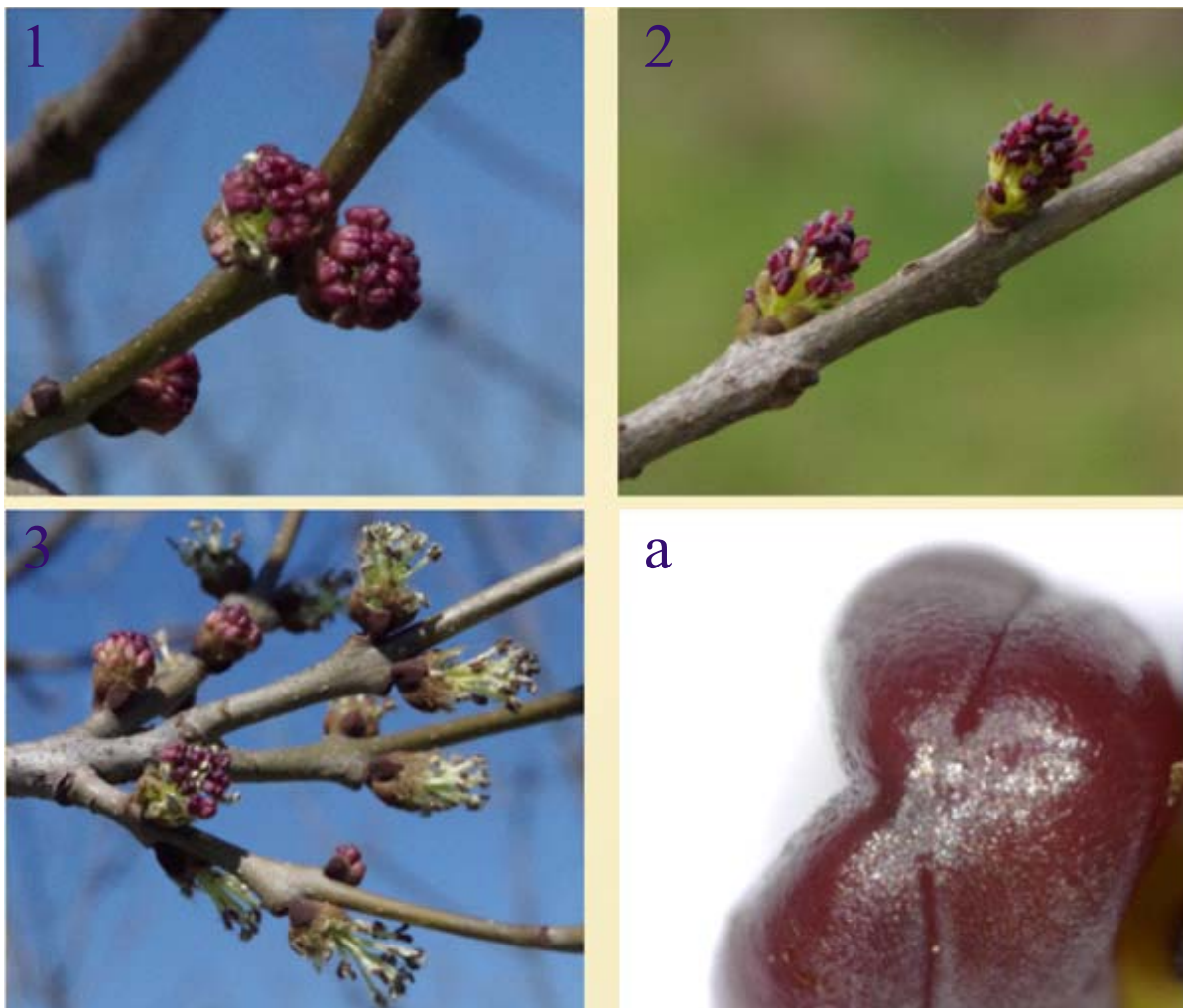
3.4.1. Morfološka obilježja cvatova

U klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška u trogodšnjim fenološkim istraživanjima utvrđeni su muški i hermafroditni cvatovi, dok ženski cvatovi nisu utvrđeni.

Od muških cvatova koji su kroz fenološki monitoring zabilježeni mogu se izdvojiti tri morfološka tipa (slika 58):

- 1) muški sjedeći u čaški pupa bez vidljivih naznaka rudimentnih ostataka tučka;
- 2) muški sjedeći do blago izdignuti s jasno vidljivim rudimentima tučka;
- 3) muški cvat izdignut iz čaške s jasno vidljivim rudimentima tučka;

a) detalj prašnika.



Slika 58. Prikaz muških cvatova u klonskim sjemenskim plantažama

Kod hermafroditnih cvatova morfološki oblici znatno su jednostavniji. Cvat se sastoji od jedne glavne cvatne osi (*rachis*) iz koje se sekundarno granaju postrane osi (stapčice) na čijim se završecima nalazi po jedan tučak. Ispod svakog tučka nalaze se po dva nasuprotna prašnika. Jedina morfološka razlika utvrđena na hermafroditnim cvatovima uočena je razlika u duljini cjelokupnog cvata (slika 59).



Slika 59. Prikaz hermafroditnih cvatova u klonskim sjemenskim plantažama

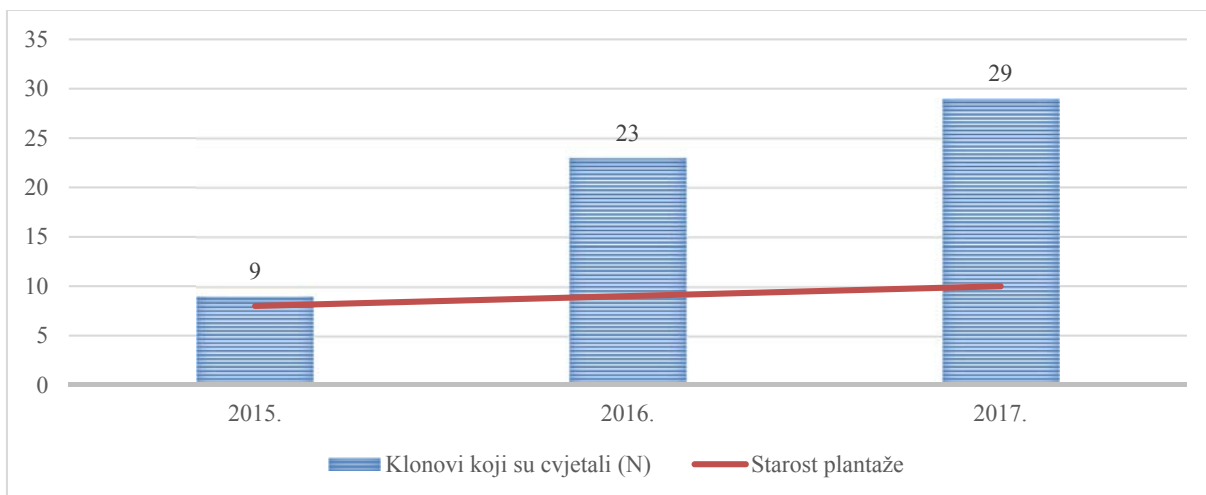
3.4.2. Deskriptivna statistika

Deskriptivni statistički parametri procijenjeni su za tri istraživane godine (2015., 2016. i 2017.) na uzorku od 368 biljaka (96 klonova/četiri ramete po klonu) u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška, a rezultati su prikazani na slikama od 60. do 65.

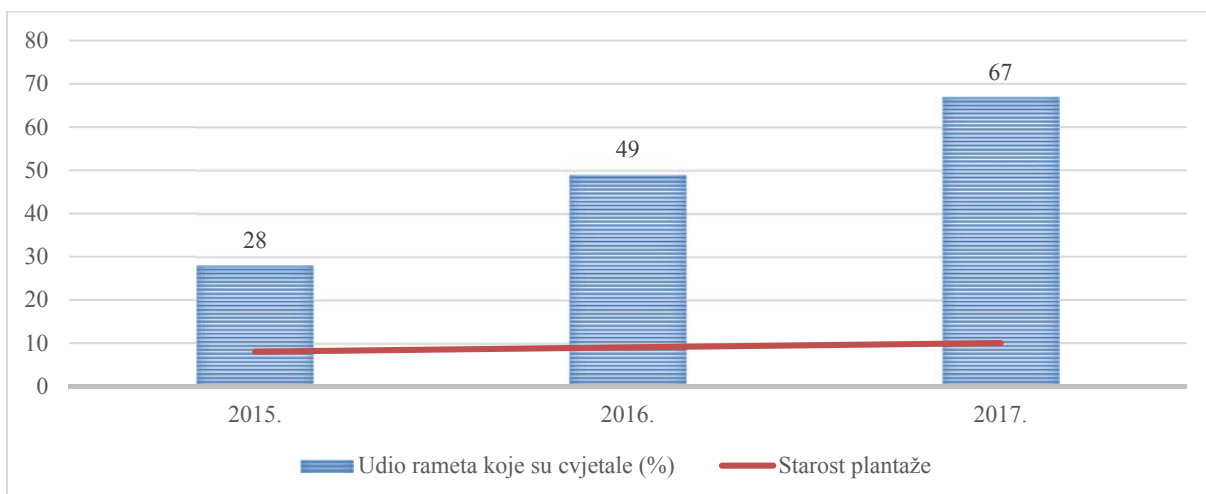
Na slikama 60. i 63. prikazane su vrijednosti (zbroja) klonova koji su cvjetali u klonskim sjemenskim plantažama, a jasno je vidljivo kako se broj klonova koji plodonose iz godine u godinu povećavao.

Na slikama 61. i 64. prikazani su postotni udjeli rameta koji su cvjetali u istraživanim godinama. S obzirom da su prilikom fenološkog monitoringa unutar svakog klona izabrane po četiri ramete, tim je bitnija informacija ekspresije spolnosti tih rameta. U klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma sa starošću plantaže udio rameta unutar istog klona koji su cvjetali se povećavao (slika 61). U klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška (slika 64) nije zabilježen isti trend s obzirom da 2015. godina odstupa, te pokazuje manje vrijednosti od 2014. godine.

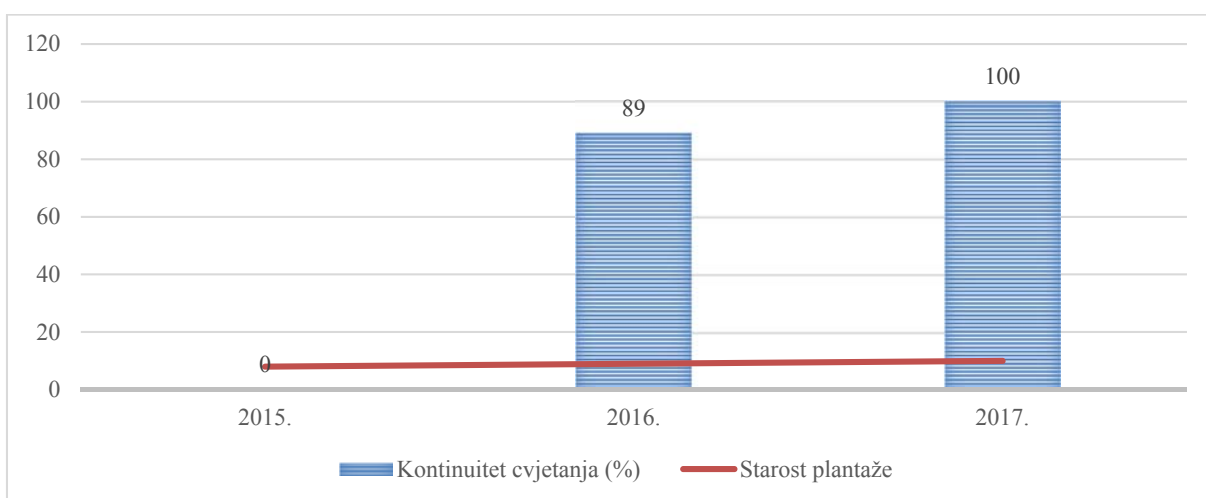
Kontinuitet cvjetanja, kao pokazatelj udjela klonova koji su cvjetali kroz dvije sukcesivne godine, prikazan je na slikama 62 i 65. U klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma fenološki monitoring cvjetanja nije obavljen 2014. godine, te iz toga razloga nije izražena vrijednost kontinuiteta cvjetanja za 2015. godinu (slika 62). U obje klonske sjemenske plantaže poljskog jasena zabilježen je visok postotak kontinuiteta cvjetanja što ukazuje na to da oni klonovi (ramete) koji su započeli sa cvjetanjem u pravilu su nastavili sa redovitim cvjetanjem i u sljedećim godinama.



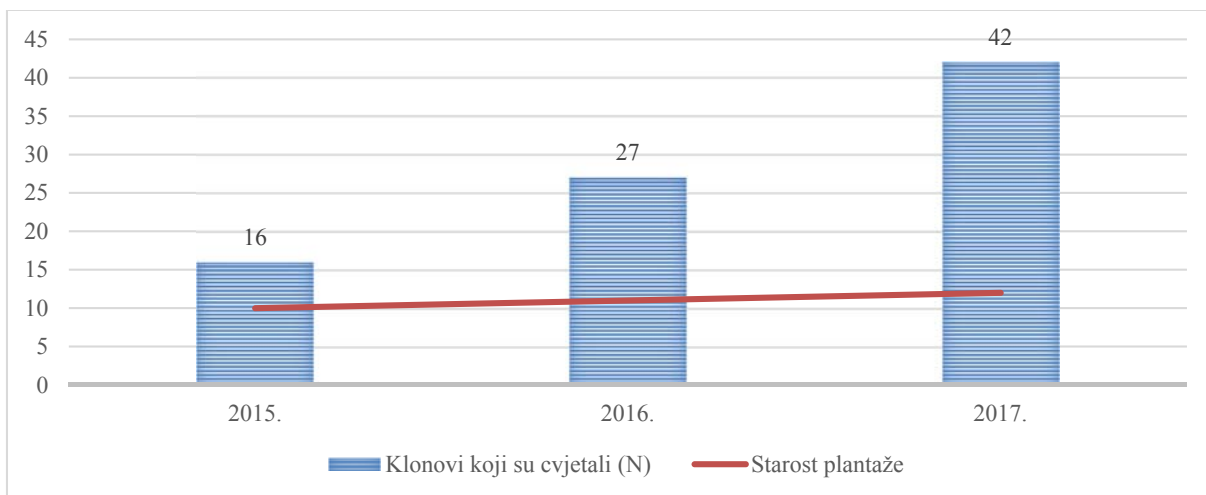
Slika 60. KSP Čazma - broj klonova koji su cvjetali



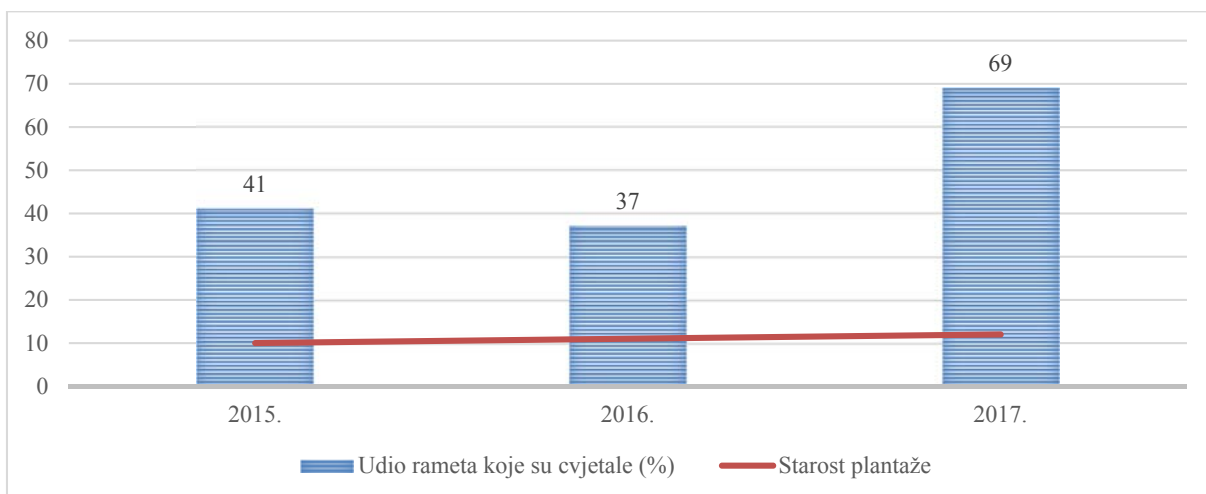
Slika 61. KSP Čazma - Udio rameta koje su cvjetale (%)



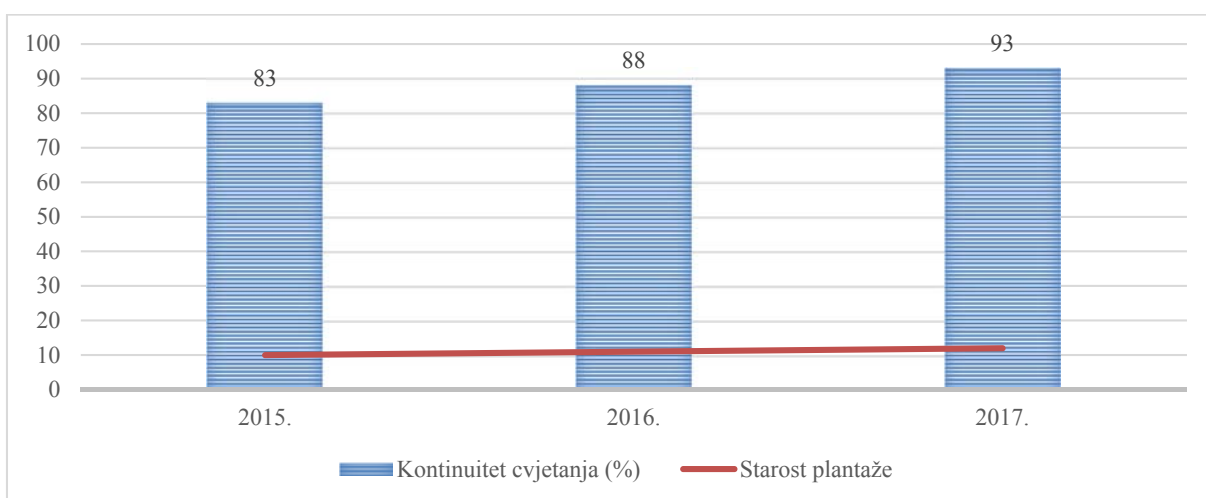
Slika 62. KSP Čazma - Kontinuitet cvjetanja (%)



Slika 63. KSP Nova Gradiška - broj klonova koji su cvjetali



Slika 64. KSP Nova Gradiška - Udio rameta koje su cvjetale (%)



Slika 65. KSP Nova Gradiška - Kontinuitet cvjetanja (%)

3.4.3. Dinamika spolnosti

U klonskim sjemenskim plantažama poljskog jasena Čazma i Nova Gradiška kroz tri sukcesivne godine, osim fenologije cvjetanja, istraživana je i spolnost poljskog jasena. Treba naglasiti kako spolnost nije utvrđivana 2015. godine u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma. Godine 2015. u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška, a 2016. u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma odabrano je 40 biljaka na kojima su utvrđeni cvjetovi, te su biljke označene za istraživanja tijekom navedenih godina.

Niti u jednoj klonskoj sjemenskoj plantaži nisu utvrđeni ženski cvatovi (vidi poglavlje 3.3.2.1.). Spolnost je utvrđivana u onom trenutku kada su se cvatovi nalazili u šestoj razvojnoj fazi (vidi poglavlje 2.5.1.). Prije izlaganja glavnih rezultata istraživanja spolnosti treba naglasiti da su plantaže starosti od 10 do 14 godina, te da su u inicijalnoj fazi postizanja punog i redovitog plodonošenja.

U tablicama 36 i 37 prikazani su rezultati istraživanja spolnosti poljskog jasena u klonskim sjemenskim plantažama. U istraživanim godinama 2015. i 2016. u većini slučajeva zabilježen je samo jedan tip spola po jednoj biljci, s nekoliko iznimki gdje su zabilježeni i muški i hermafroditni cvatovi, odnosno andromonecijski raspored spolnosti. Godina 2017. odlikuje se značajno većim brojem cvatova po jednom stablu, a s druge strane tu godinu karakterizira i značajno veći udio rameta na kojima je u većoj mjeri utvrđen andromonecijski raspored spolnosti.

U klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma 2016. godine najveći udio imale su jedinke sa isključivo muškim spolnim obilježjima (57,50 %), zatim jedinke sa hermafroditnim spolnim obilježjem (27,50 %), dok su najmanji udio zauzimale andromonecijske jedinke (15,00 %) (slika 66). Godina 2017. odlikuje se značajnim povećanjem udjela andromonecijskih jedinki (62,50 %), nešto manji udio zauzimale su jedinke sa isključivo muškim spolnim obilježjem (25,00 %), dok jedinke sa isključivo hermafroditnim cvatovima nije bilo (slika 67).

U klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška 2015. godine najveći udio imale su jedinke sa isključivo hermafroditnim spolnim obilježjima (80 %), zatim jedinke sa isključivo muškim cvatovima (17,50 %), dok je najmanji udio bio andromonecijskih jedinki (2,50 %) (slika 68). U 2016. godini i dalje je bilo najveće učešće jedinki sa isključivo hermafroditnim cvatovima (47,50 %), zatim sa muškim (32,50 %), dok je najmanje bilo andromonecijskih jedinki (5,00 %) (slika 79). U 2017. godini najveći udio ide u korist andromonecijskih jedinki (77,50 %),

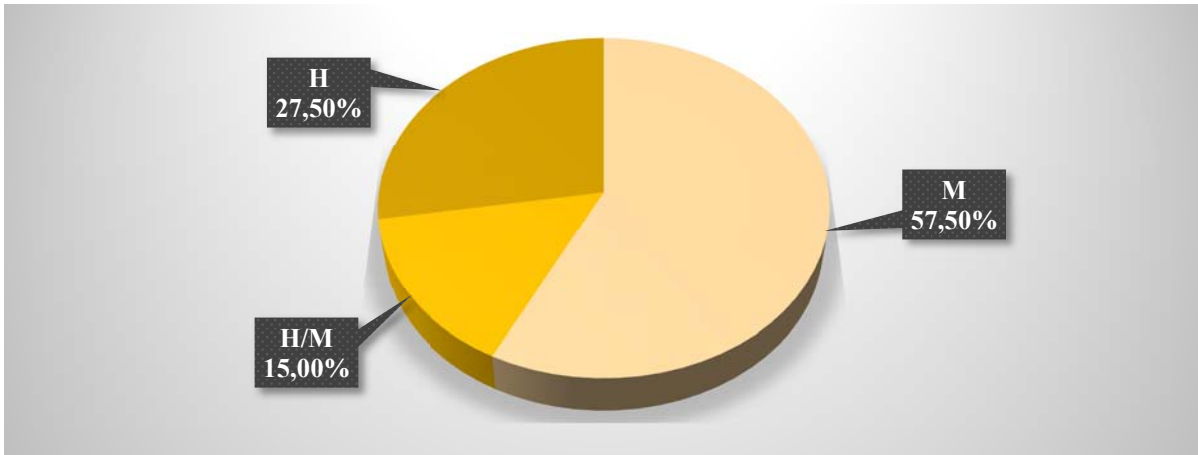
nešto manje je bilo jedinki sa isključivo muškim spolnim obilježjima (15,00 %), dok je najmanje njih bilo sa isključivo hermafroditnim cvatovima (2,50 %) (slika 70).

Iz tablica 36 i 37 također je vidljivo kako određene istraživane biljke jedne godine imaju ekspresiju muške spolnosti, dok su druge istraživane godine hermafroditne spolnosti. Za čvršće tvrdnje o promijeni spola kod poljskog jasena potrebno je nastaviti provedena istraživanja. Isto tako u slučaju tvrdnje kako je kod poljskog jasena moguće naći pojedinačno muška stabla, odnosno androdiecijski raspored spolnosti, također vrijedi prethodno iznešeno stajalište da je neophodno nastaviti istraživanja. Iznimka unutar svih istraživanih klonova je klon CA02 (KSP Čazma) čije su sve ramete u 2016. godini bile muška stabla (100% ispunjenost krošnje cvatovima). U 2017. godini uz nadprosječno veći broj muških cvatova ovaj klon imao je razvijene i pojedinačne hermafroditne cvatove.

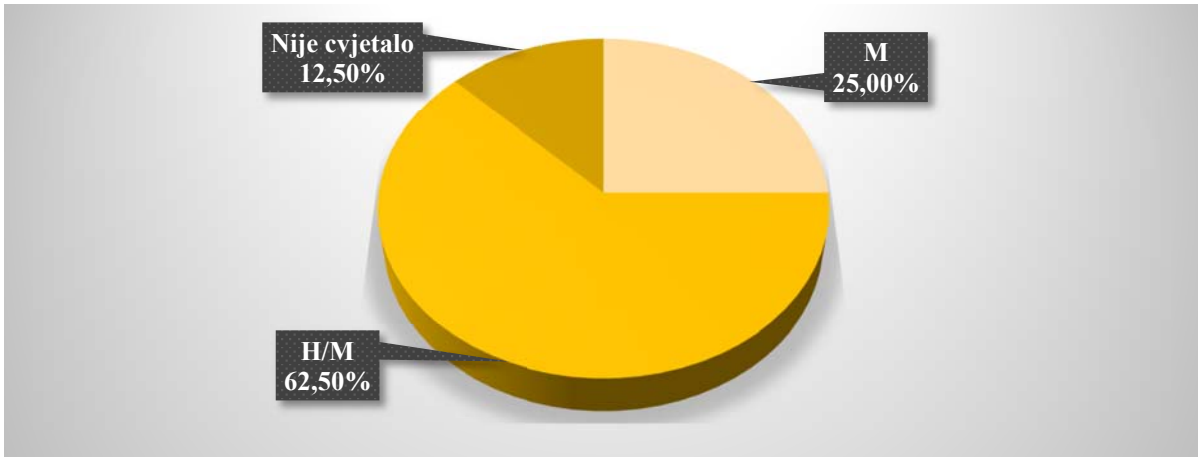
Tablica 36. Spolnost poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma

KSP ČAZMA				
Red. broj	Klon	2015	2016	2017
1	CA35	0	H/M	M/H
2	CA02	0	M	M
3	CA16	0	H	X
4	CA02	0	M	M/H
5	CA02	0	M	M/H
6	CA03	0	M	M
7	CA12	0	M	M/H
8	CA27	0	M	M
9	CA38	0	M	H/M
10	CA07	0	M	M/H
11	CA27	0	M/H	M/H
12	CA43	0	M	H/M
13	CA19	0	H	H/M
14	CA41	0	H	H/M
15	CA02	0	M	M/H
16	CA12	0	M	M/H
17	CA24	0	H/M	X
18	CA15	0	M	H/M
19	CA19	0	M	M/H
20	CA36	0	M	M
21	CA16	0	M	H/M
22	CA07	0	H	M
23	CA08	0	M	M/H
24	CA12	0	M	H/M
25	CA15	0	H	H/M
26	CA15	0	H	H/M
27	CA13	0	H/M	H/M
28	CA26	0	H	M
29	CA12	0	M	M
30	CA03	0	M	M
31	CA27	0	M	M
32	CA16	0	H	X
33	CA01	0	M	X
34	CA24	0	M	M
35	CA22	0	M	M/H
36	CA15	0	H	H/M
37	CA15	0	H/M	H/M
38	CA15	0	H	H/M
39	CA08	0	H/M	M/H
40	CA29	0	H	X

*M – muški cvat; H – hermafroditni cvat; X – nije cvjetao; 0 – nije evidentirana spolnost



Slika 66. Omjer spolnosti u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma u 2016. godini

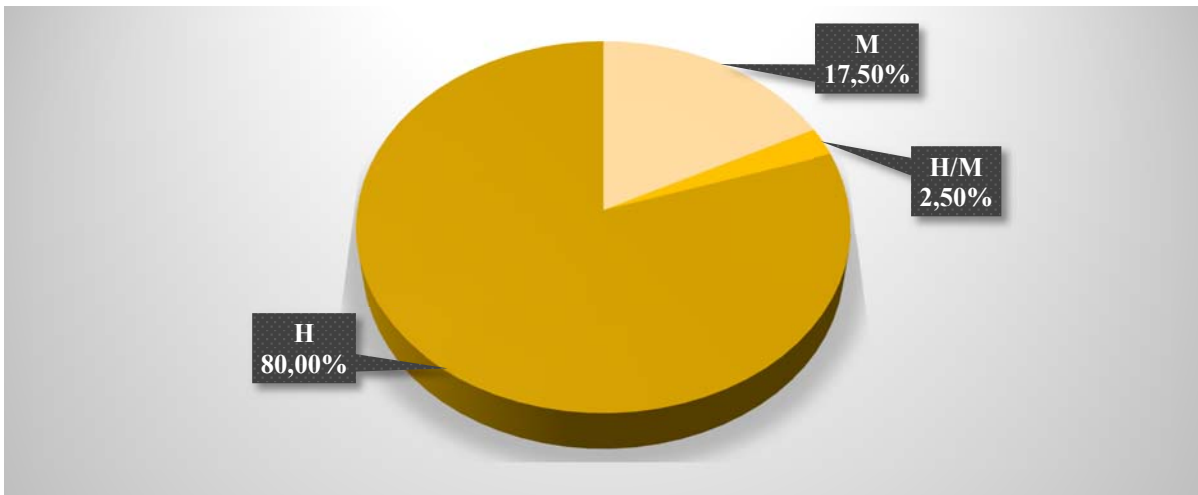


Slika 67. Omjer spolnosti u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma u 2017. godini

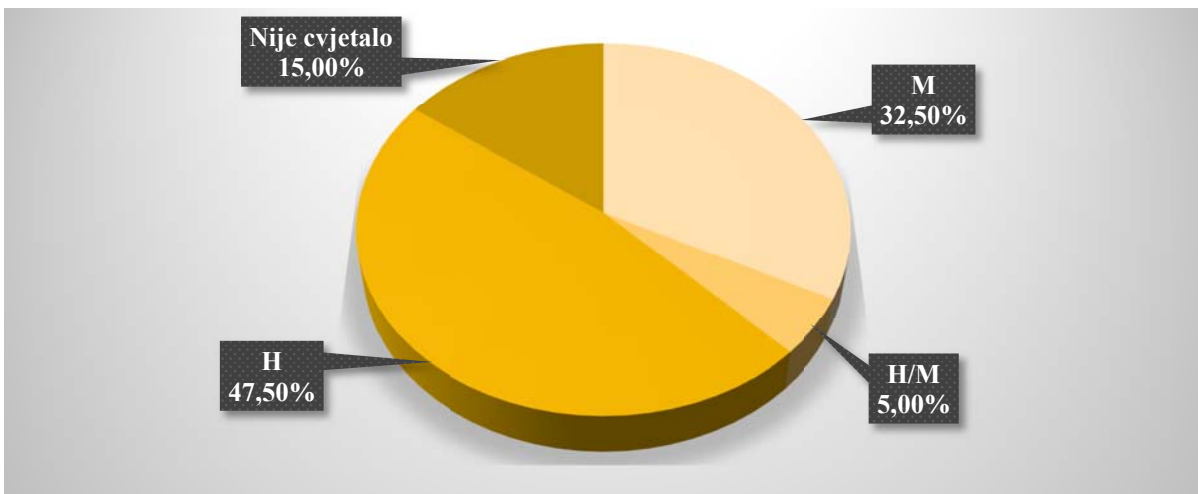
Tablica 37. Spolnost poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška

KSP NOVA GRADIŠKA				
Red. broj	Klon	2015	2016	2017
1	NG37	H	M	M/H
2	NG53	H	M	H/M
3	NG10	H	M	M/H
4	NG43	H	M	H/M
5	NG02	H	M	M/H
6	NG53	H/M	H	H/M
7	NG13	M	M	M
8	NG27	H	H	M/H
9	NG27	H	H	H/M
10	NG13	M	H	M
11	NG43	H	M	H/M
12	NG17	H	X	H
13	NG10	M	M	M/H
14	NG13	M	X	M
15	NG08	H	X	M
16	NG10	H	H	M/H
17	NG37	H	M	H/M
18	NG20	H	M	H/M
19	NG43	H	X	H/M
20	NG53	H	H	H/M
21	NG46	M	M	M/H
22	NG18	H	H	M/H
23	NG34	H	X	X
24	NG08	H	M	M/H
25	NG43	H	X	H/M
26	NG53	H	H	H/M
27	NG53	H	H	H/M
28	NG43	H	H	H/M
29	NG49	H	H	H/M
30	NG53	H	H	H/M
31	NG17	H	H	X
32	NG31	H	H	H/M
33	NG49	H	H	H/M
34	NG13	M	M/H	M
35	NG13	M	M/H	M
36	NG25	H	H	H/M
37	NG49	H	H	M/H
38	NG43	H	H	H/M
39	NG43	H	H	H/M
40	NG34	H	M	H/M

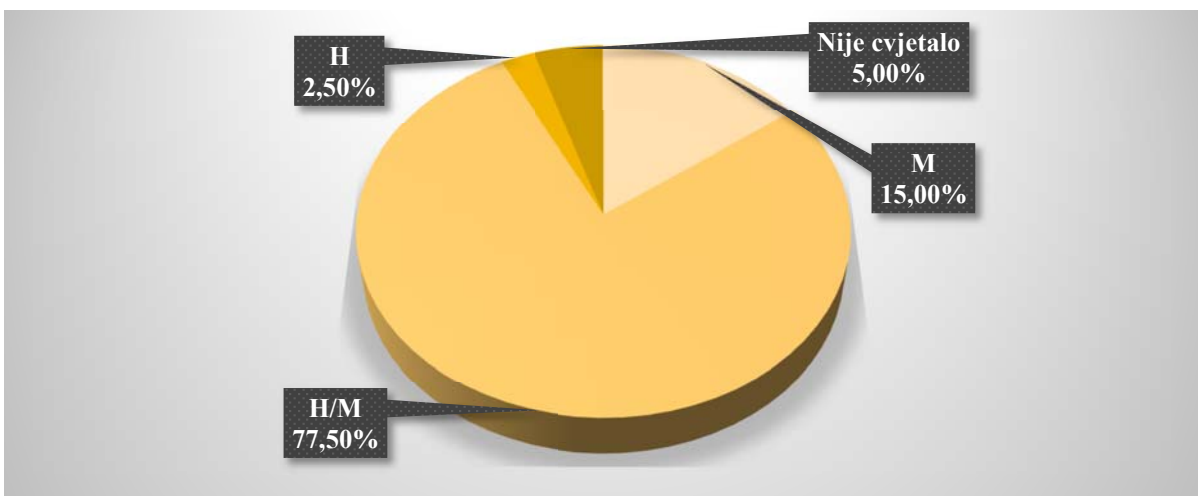
*M – muški cvat; H – hermafroditni cvat; X – nije cvjetao



Slika 68. Omjer spolnosti u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška u 2015. godini



Slika 69. Omjer spolnosti u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška u 2016. godini



Slika 70. Omjer spolnosti u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška u 2017. godini

4. RASPRAVA

4.1. ISTRAŽIVANA MOLEKULARNA SVOJSTVA

Na području Europe, poglavito u njenom sjevernom dijelu svojom zastupljenošću dominira obični jasen (*Fraxinus excelsior* L.), dok u glavnini južnog dijela dominira poljski jasen (*Fraxinus angustifolia* Vahl) (Fraxigen 2005). S ekološkog aspekta ove dvije vrste imaju različite zahtjeve, prvenstveno u smislu tolerancije na vodni režim (periodična plavljenja) dok na molekularnoj razini dijele skoro većinu haplotipova (Heuertz i sur. 2006). Na područjima gdje se njihova prirodna rasprostranjenost dodiruje ili preklapa, a gdje su klimatološki uvjeti zime takvi da je cvjetanje poljskog i običnog jasena sinkronizirano, dolazi do stvaranja hibridnih zona (Fernandez-Manjarres i sur. 2006; Gerard i sur. 2006; Gérard i sur. 2013). U ekološko-geografskom smislu poljski jasen zauzima značajno mjesto na području Republike Hrvatske gdje većina njegove prirodne distribucije pokriva terene uz glavne riječne tokove Save, Drave i Dunava za koje je karakteristično da se povremeno plave vodom iz korita rijeka (Anić 2001). Osim kontinentalnog dijela prirodne rasprostranjenosti razmjerno manje je rasprostranjen u Mediteranskom dijelu, gdje tvori manje i geografski udaljenije populacije (Bogdan 2006; Fukarek 1983).

U kontinentalnom dijelu prirodne rasprostranjenosti najveći kompleksi prate tok rijeke Save od Zagreba nizvodno prema Staroj Gradišci. Oblik areala toga dijela je lepezast, nagnut od Zagreba, a ujedno je na području Stare Gradiške njegov areal najniži i najuži (Anić 2001). Obilježje kontinuiranog areala pogoduje nesmetanom protoku gena putem peludi, i sjemena što je osnova za održavanje značajne razine genetičke varijabilnosti, a samim time i za povećanom sposobnošću razvijanja adaptabilnosti shodno promjenama u staništu koje se neminovno i kontinuirano evolucijski događaju. Nesmetani protok gena duž kontinuiranih dijelova prirodne rasprostranjenosti također uvjetuje iznimno niske vrijednosti međupopulacijske varijabilnosti pa do onih vrijednosti koje nam ukazuju da zapravo međupopulacijske varijabilnosti niti nema odnosno da populacije nisu „udaljeno“ strukturirane.

Prirodne populacije poljskog jasena u Republici Hrvatskoj geografski su strukturirane, genetički nisu strogo odvojene, već u gradijentu koji je rezultat heterogenosti okoliša. Kontinentalni dio areala odlikuje visoka genetička raznolikost i niska diferencijacija u odnosu na signifikatno nižu genetičku raznolikost i povećanu divergenciju populacija u mediteranskoj regiji (Temunović i sur. 2012).

Prekomjerna eksploatacija šuma ili pridolazak invazivnih patogena koji u novim stanišnim uvjetima izazivaju masovna odumiranja, mogu dovesti do fragmentiranosti i smanjenja veličina populacija i to do točke koja ugrožava opstanak pojedine vrste. Molekularni genetički biljezi, u kombinaciji sa načelima populacijske genetike mogu uvelike olakšati programe očuvanja genetskih izvora (Rajora i Mosseler 2001).

Istraživanjem genetičke varijabilnosti u ovom radu obuhvaćene su dvije sjemenske regije poljskog jasena: sjemenska regija gornja Posavina, srednja Hrvatska i Pokuplje, te sjemenska regija srednja Posavina. Predstavnici navedenih sjemenskih regija predstavljaju plus stabla iz osnovnih klonskih sjemenskih plantaža (KSP Čazma i KSP Nova Gradiška). Na osnovu osam jezgrinih mikrosatelitnih biljega utvrđen je ukupno 161 alel, sa po sedam (Femsatl 16, FR639485) do 48 alela po biljegu (Femsatl 10), dok je prosječan broj alela po biljegu iznosio 20,1. Prosječna zapažena heterozigotnost u obje sjemenske regije iznosila je 0,722, a prosječna očekivana heterozigotnost 0,776. Temunović i sur. (2012) na osnovu šest mikrosatelitnih biljega u 11 populacija utvrđuju prosječan broj alela po biljegu 29,33, a alelnu bogatstvo se kretalo u rasponu od 9,81 do 17,15 i utvrđene su visoke prosječne vrijednosti zapažene i očekivane heterozigotnosti ($H_o=0,683$; $H_E=0,699$). Slične vrijednosti zapažene i očekivane heterozigotnosti dobivene su i u mnogim studijama o običnom jasenu (Beatty i sur. 2015; Ferrazzini i sur. 2007; Rüdinger i sur. 2008). S obzirom da su plus stabla do njihovog konačnog odabira prošla usku fenotipsku selekciju, usporedbom dobivenih deskriptivnih genetičkih parametara iz ovog istraživanja, te istraživanja prirodnih populacija (Temunović i sur. 2012) zaključuje se da nema značajnih odstupanja. Bez obzira na strogu i usku fenotipsku selekciju plus stabla i dalje u sebi nose visok sadržaj genetičke raznovrsnosti unutar istraživanih regija. Veliki broj ukupnih alela, te visoke vrijednosti utvrđene i očekivane heterozigotnosti dobivene su i u drugim istraživanjima (Belletti i sur. 2015; Papi i sur. 2012; Thomasset i sur. 2013). Europske studije na običnom jasenu pokazuju visoku unutarpopulacijsku varijabilnost, kao i visoke vrijednosti bogatstva alela (Ferrazzini i sur. 2007; Fraxigen 2005; Heuertz i sur. 2001; Morand i sur. 2002). Slične zakonitosti dobivene su i za *Fraxinus mandshurica* u sjevernoj Kini (Hu i sur. 2008).

S obzirom na fitopatogenu gljivu *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya, u istraživanjima Fussi i Konnert (2014) utvrđeno je veliko učešće heterozigotnih jedinki u grupi stabala koje su bile slabije zaražene i imale su veću zapaženu heterozigotnost (H_o) od grupe osjetljivih jedinki, što dovodi do zaključka da heterozigoti bolje podnose napad patogena. To znači da je prisutna veća varijabilnost na razini heterozigotnih jedinki i da one

imaju veću plastičnost i reakcijski kapacitet protiv napada bolesti. Prosječna vrijednost zapažene heterozigotnosti (H_o) u navedenom istraživanju iznosila je od 0,717 do 0,761 i daje zaključiti postojanje heterozigotne individualne varijabilnosti, a još je ranije utvrđeno da su heterozigotne jedinke bolje otporne na okolišni stres (Ducrey i sur. 1999; Namkoong i sur. 1988).

Na području Europe najmanju genetičku varijabilnost imaju najjužnije mediteranske populacije poljskog jasena, dok je najveća genetička raznolikost utvrđena u kontinentalnim i najsjevernijim populacijama na srednjim geografskim širinama (Temunović i sur. 2013). Genetičke studije običnog jasena u Njemačkoj (Fussi i Konnert 2014; Hebel i sur. 2006) i Italiji (Ferrazzini i sur. 2007) utvrdile su postojanje značajne unutarpopulacijske varijabilnosti, dok je općenito veća genetička varijabilnost prisutna u središnjoj i zapadnoj Europi nego u njezinom jugoistočnom dijelu (Heuertz i sur. 2004).

Prisutnost nul alela utvrđena je u obje istraživane sjemenske regije i to za Femsatl 10 biljeg. Izbacivanjem toga biljega u sveukupnoj analizi rezultat strukturiranja ostaje nepromjenjen. Mjerilima genetičke udaljenosti (udaljenost na temelju zajedničkih alela), koji imaju za cilj smještaj jedinki u prostoru nezakorijenjenog stabla, nije potvrđena jasna razdvojenost dviju istraživanih sjemenskih regija. Slična situacija nepravilnog razdvajanja utvrđena je i kroz analizu glavnih koordinata.

Protok gena u slučaju kontinentalnih populaciju, čiji je areal kontinuiran, osim peludom odvija se i putem sjemena. Naime, s geološko-hidrološkog aspekta ovo područje karakterizira periodično plavljenje u proljetnim i jesenskim mjesecima porastom vodostaja rijeka uslijed većih količina oborina (Prpić i Milković 2005). Vraćanjem poplavljene vode u korito rijeka voda sa sobom povlači i sjeme, koje riječnim tokom odlazi prema nizvodnim populacijama gdje također novim nanosom poplava može dospjeti i znatno dublje u unutrašnje komplekse udaljenije od korita rijeke. Samim time i ovaj način transporta genetičkog materijala u konačnici pridonosi održavanju visoke razine unutarpopulacijske varijabilnosti što je poglavito bitno za nizvodne populacije čiji je areal znatno manji i gdje je samim time manji broj ukupnih jedinki koje mogu putem peludi razmjenjivati svoj genetički materijal.

Za većinu šumskih vrsta drveća vrijedi pravilo kako je unutarpopulacijska varijabilnost izraženija i dominantnija u odnosu na međupopulacijsku. U ovim istraživanjima od ukupne genetičke varijabilnosti 99,3 % otpada na unutarpopulacijsku varijabilnost, dok 0,7 % na međupopulacijsku varijabilnost (između sjemenskih regija). U istraživanju Temunović i sur.

(2012) na uzorku od 11 prirodnih populacija poljskog jasena od ukupne genetičke varijabilnosti na unutarpopulacijsku varijabilnost otpada 97,36 %. U istraživanju grčkih populacija (Papi i sur. 2012) unutarpopulacijska varijabilnost iznosila je 94,40 %, u talijanskim populacijama (Bellelli i sur. 2015) iznosila je 84,00 % te u istraživanju irskih populacija običnog i poljskog jasena unutarpopulacijska varijabilnost iznosila je 96,06 % (Thomasset i sur. 2013). U svim navedenim studijama jasno je vidljivo kako je unutarpopulacijska varijabilnost visoko značajna. Nešto niže vrijednosti potkrijepljuje se oblikom areala gdje fragmentirani areali s geografski nešto udaljenijim populacijama pokazuju nešto manje vrijednosti unutarpopulacijske varijabilnosti, ali i dalje značajno visoke.

Za utvrđivanje optimalnog broja skupina (K) istraživanih klonova unutar dvije sjemenske regije provedena je Bayesovska analiza populacijske strukture koja najvjerodostojnije izdvaja dvije skupine. Nakon utvrđivanja najvjerodostojnijeg broja skupina, jedinice su pridružene izvornim populacijama uz izračun udjela genoma (Q). S obzirom na udjele genoma klonove nije moguće jasno razdvojiti na dvije sjemenske regije, odnosno analizirane regije, jer ne pokazuju niti najmanji stupanj razlika na osnovu istraživanih jezginih mikrosatelitnih biljega.

Sjemenske regije kao umjetno formirane cijeline svoje razgraničenje temelje na ekološkim uvjetima u kojima populacije poljskog jasena egzistiraju, no s obzirom na genetičku strukturiranost i varijabilnost, istraženu u ovoj studiji, one su skoro pa identične. Neometani protok gena neminovno je važan čimbenik u procesu evolucijskog formiranja genetičke strukture (varijabilnosti) populacija šumskih vrsta drveća. Areal poljskog jasena u nizvodnim populacijama je razmjerno manji, no s ekološko-hidrološkog gledišta to područje karakteriziraju periodična plavljenja, za razliku od uzvodnih populacija koje su udaljenije od korita rijeke Save, te je samim time u nizvodnim populacijama cirkulacija i premještaj sjemena putem poplavnih voda značajan čimbenik za održavanje visoke razine unutarpopulacijske genetičke varijabilnosti.

4.2. ISTRAŽIVANA KVANTITATIVNA SVOJSTVA

Unutarnji genotipski kao i fenotipski zapisi pružaju nam mogućnost istraživanja i stjecanje uvida o postojanju ili ne postojanju određenog tipa i širine varijabilnosti. Fenotipska svojstva u najvećoj mjeri pripadaju grupi kvantitativnih svojstava. Samo saznanje o činjenici da veliki broj gena uvjetuje ispoljavanje i konačni oblik jednog svojstva daje nam pravo zaključiti da se tu radi o velikom broju varijacija istoga svojstva. Veličina raspona varijabilnosti određenog istraživnog kvantitativnog svojstva neke jedinke ili vrste predstavlja širinu stupnja plastičnosti ili adaptacijskog kapaciteta te iste jedinke ili vrste. Postojanje ili ne postojanje adaptacijskog kapaciteta za određeno svojstvo može biti od presudnog značenja za prilagodbu i opstanak vrste na staništu u kojemu već egzistira generacijama usljed postepenih ili naglih okolišnih promjena.

Važno je poznavati strukturu genetičke raznolikosti, posebice s obzirom na tzv. adaptivna svojstva kao što su rast, preživljavanje i fenologija listanja, naročito u kontekstu globalne promjene klime (Ivanković i sur. 2011). Adaptivna svojstva koja se ogledaju kroz fenotipske osobine evoluirala su kroz lokalne prilagodbe i prenose se s generacije na generaciju s osnovnom svrhom opstanka vrste ili povećanja životne sposobnosti (Kremer i sur. 2012). Vitasse i sur. (2009) ističu da postoje dva mehanizma prilagodbe šumskog drveća na klimatske promjene: mjenjaju svoj genetički zapis kao rezultat procesa prirodne selekcije uvjetovanim okolišnim čimbenicima ili mjenjaju ekspresiju gena. Za uspjeh preživljavanja šumskog drveća jedna od najvažnijih karakteristika, ako izuzmemo rast, jesu fenološke manifestacije (Vitasse i sur. 2009). Kvantitativno svojstvo listanja manifestira se u sinergiji genotipskih i okolišnih varijanci, pri čemu je zasigurno dobro poznavati vrijednosti krajnjih manifestacija. Pored toga kroz svojstvo listanja stičemo bolji uvid u trenutnu evolucijom oblikovanu varijabilnost i bolje razumijevanje odnosa istraživane vrste s biotičkim i abiotičkim čimbenicima.

Dio istraživanja varijabilnosti poljskog jasena u klonskim sjemenskim plantažama uključuje procjenu udjela kvantitativnih parametara, te izračunate vrijednosti nasljednosti u širem smislu za svojstvo listanja. Svi parametri uključujući i nasljednost procjenjivani su za datume motrenja koji su se provodili jednom tjedno i to za šest razvojnih faza. Samim time može se reći da su izračunom pokrivene sve faze od početka listanja (L2) pa do završetka razvoja lista (L6) i to za tri sukcesivne godine (2014., 2015. i 2016.). Vrijednosti genotipskih varijanci u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma bile su u prosjeku nešto niže u odnosu na klonsku

sjemensku plantažu Nova Gradiška, no činjenica da su plantaže različitih starosti opravdava ove rezultate. Godina 2015. imala je znatno niže vrijednosti genotipskih varijanci u obje istraživane plantaže (slika 44). Mogući razlozi obratnog trenda mogu biti znatno drugačiji uvjeti okoliša, u smislu klimatoloških parametara tijekom 2015. godine, u odnosu na prosječne i uobičajene klimatološke uvjete u istraživanom periodu kalendarske godine koji su negativno utjecali na vrijednost genotipske varijance. Također, 2015. godinu karakterizira manji udio prosječnih vrijednosti negativnih temperaturnih suma, te nešto veći udio prosječnih vrijednosti dnevne insolacije u odnosu na godine 2014. i 2016 (vidi poglavlje 3.3.1.7., slika 52). Zbog utjecaja 2015. godine ne može se čvrsto zaključiti da se vrijednost genotipske varijance povećava sa starošću biljaka u plantažama, no ukupno se iskazao trend povećanja udjela genotipske varijance sa starošću plantaža.

Slično istraživanje proveo je Bogdan (2006) također na poljskom jasenu. Istraživanja su provedena u testovima provenijencija i familija polusrodnika postavljenih na tri različita staništa. Biljke su bile porijeklom iz devet prirodnih posavskih populacija, te je procjena parametara vezanih za fenologiju uključivala početak i kraj listanja. Udio genotipske varijance kroz dvije godine praćenja (starosti biljaka 2+1 i 2+2 god.) povećavao se za svojstvo početka listanja sumarno za obje pokusne plohe (0,2 % i 1,7 %). Također i za svojstvo završetka listanja vrijednosti genotipske varijance pokazuju isti trend povećanja svojih vrijednosti (0,3 % i 1,3 %). U navedenom istraživanju pokusne biljke bile su starosti tri i četiri godine, dok su u ovim istraživanjima biljke bile starosti osam, devet i deset godina (klonska sjemenska plantaža Čazma) te deset, jedanaest i dvanaest godina (klonska sjemenska plantaža Nova Gradiška). Usporedimo li vrijednosti genotipskih varijanci tada zasigurno možemo reći da se one povećavaju sa plantažnom starošću biljaka poljskog jasena.

Kvantitativna svojstva, poput fenoloških, imaju kompleksnu genetičku pozadinu, pa kovarijance između okolišnih i genetičkih varijabli mogu izazvati nepouzdana vrijednosti nasljednosti (T. F. Hansen i sur. 2003; Hemani i sur. 2013; Houle 1992; Nespolo i sur. 2014; Wilson 2008). U ovim istraživanjima vrijednosti nasljednosti u širem smislu za kvantitativno svojstvo listanja kretale su se u rasponu od 0,00 do 0,56 u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma, dok je u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška ona iznosila od 0,00 do 0,72. Prosječna vrijednost nasljednosti za sva motrenja i sve tri godine u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma iznosila je 0,34, dok je za klonsku sjemensku plantažu Nova Gradiška ta vrijednost iznosila 0,45. Srednje vrijednosti nasljednosti za fenološko svojstvo listanja su umjerene i uglavnom sličnih vrijednosti koje možemo naći i za druge vrste šumskog drveća

kao npr. $H^2 = 0,21-0,47$ za *Populus balsamifera* (Farmer 1993), $h^2 = 0,55-0,83$ za *Robinia pseudoacacia* (Mebrahtu i Hanover 1989), $h^2 = 0,87$ za *Quercus petraea* (Alberto i sur. 2011), te $H^2 = 0,52-0,81$ za *Salix* sp. (Ghelardini i sur. 2014).

Poljski jasen je vrsta koja je od prvog opisa pa do današnjih dana prolazio kroz etape u kojima je bio opsežno i sustavno istraživano, pa do etapa u kojima zapravo kao da nije niti postojao. Možda i danas poljski jasen ne bi plijenio pažnju znanstvenika da nema prijetnje ponovljenog scenarija gubitka nizinskog brijesta. Otkrićem fitopatogena *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz, Hosoya, comb. nov. (Baral i sur. 2014) 1992. godine u Poljskoj i njenog širenja diljem Europe (McKinney i sur. 2014; Timmermann i sur. 2011) prouzročujući značajne štete na vrstama iz roda *Fraxinus* (Gross i sur. 2014) poljski jasen ponovno dolazi u žarište istraživača. S obzirom na ekologiju gljive postoje dva različita stajališta o njevoj infekciji: jedno stajalište je da infekcija askospora ide preko lista, od kuda dalje napreduju prema lignificiranom tkivu (Kirisits i sur. 2009; Kräutler i Kirisits 2012), a drugo je stajalište da je ulaz askospora kroz lenticele (Husson i sur. 2012). Većina znanstvenih radova temelji se na prvom stajalištu stoga je fenologija listanja i osutost krošanja primarni objekt istraživanja genetičke varijabilnosti unutar roda *Fraxinus*. Kako je i dalje, bez obzira na alarmantnost situacije vezane za rod *Fraxinus*, poljski jasen dosta oskudnije istražen, u smislu procjene kvantitativnih parametara, nastavak rasprave će se u velikom dijelu naslanjati na dosadašnja istraživanja i rezultate bazirane na običnom jasenu (*Fraxinus excelsior* L.).

Usporedne studije na listopadnim vrstama šumskog drveća potvrđuju hipotezu da bi klimaks vrste mogle imati veću unutarvrstu varijabilnost u odnosu na pionirske vrste, no zasigurno je to najbolje potvrđeno s obzirom na svojstvo početka listanja (Baliuckas 2002). Potvrđeno je također da otpornost na mraz, rast i kvaliteta deblovine ovise u velikoj mjeri o fenologiji listanja (Baliuckas 2002; Pliura i Baliuckas 2007; Pliura i Kundrotas 2002).

U istraživanju Pliura i Baliuckas (2007) provedenom na zapadnoeuropskim i litvanskim populacijama običnog jasena vrijednosti nasljednosti za svojstvo listanja bile su znatno veće (0,79; 0,47 i 0,62). U istom pokusu procjenjivani su kvantitativni parametri za svojstvo oštećenja krošanja, a vrijednosti nasljednosti iznosile su 0,91, 0,52 i 0,55. Istraživanjem danskih populacija običnog jasena (McKinney i sur. 2011) vrijednost nasljednosti za svojstvo listanja je umjerena (0,32) i najslabija vrijednostima unutar ovih istraživanja dok su vrijednosti nasljednosti za svojstvo oštećenosti krošanja kroz tri godine istraživanja iznosile 0,39, 0,25 i 0,40. Najniže vrijednosti nasljednosti za svojstvo listanja dobio je Stener (2013) u

švedskim populacijama običnog jasena (0,14 - 0,19). Istraživanje na običnom jasenu provodi Enderle i sur. (2015), a vrijednost nasljednosti za svojstvo oštećenja krošanja iznosila je 0,32. Prethodno navedene studije (McKinney i sur. 2011; Pliura i Baliuckas 2007; Stener 2013), daju zajednički zaključak odnosa svojstva listanja i oštećenja krošanja, ukazujući da su ranolistajuće forme običnog jasena u značajnoj mjeri korelirale sa znatno manjim oštećenjima krošnje. Isto tako i u istraživanju Munoz i sur. (2016) navedene su pozitivne korelacije između početka listanja i oštećenja krošanja običnog jasena.

Hauptman i sur. (2016) provode istraživanje u klonskoj sjemenskoj plantaži Hraščica u Sloveniji. Svrha ovih istraživanja također je bila kao i u prethodnim radovima, utvrđivanje otpornosti poljskog jasena na oštećenja od napada fitopatogena. Ovdje valja istaknuti da primarni uzrok nije bila *Chalara fraxinea* već niz fitopatogena iz roda *Armillaria* koji su izolirani u klonskoj sjemenskoj plantaži. Nasljednost za oštećenja krošanja se kretala u rasponu od 0,23 do 0,50, dok je nasljednost za svojstvo listanja iznosila 0,19. Nije potvrđena jasna i čvrsta korelacija između svojstva listanja i svojstva oštećenosti krošanja ($r = 0,07$).

Istraživanja razvoja bolesti *H. fraxineus* u testovima polusrodnika utvrdila su fenotipsku varijabilnost u njihovoj osjetljivosti, odnosno njihovoj otpornosti, koja je genetički uvjetovana sa utvrđenim srednjim do visokim vrijednostima nasljednosti u užem smislu (McKinney i sur. 2014; Munoz i sur. 2016). To je također potvrđeno i u rezultatima kontrolirane infekcije (inokulacije) kod različitih genotipova (Diminić i sur. 2017; Lobo i sur. 2014; McKinney i sur. 2012; Milotić 2017).

Rezultati ovih istraživanja, a s obzirom na različitu starost klonskih sjemenskih plantaža, ukazuju na povećanje udjela ukupne genotipske varijance, te vrijednosti nasljednosti sa starošću biljaka poljskog jasena. S obzirom na postojanje većeg broja različitih matematičkih modela utvrđivanja kvantitativnih komponenata, a ponajprije stupnja nasljednosti, teško je izdvojiti konstruktivan i čvrst zaključak između utvrđenih vrijednosti ovih istraživanja i citiranih vrijednosti iz drugih istraživanja. Mnoga uspoređivana istraživanja temeljena su na procjeni nasljednosti na osnovu fenološkog svojstva listanja, a bazirana su na jednom ili eventualno dva opažanja. Ako se uzmu u razmatranja sva motrenja, unutar ovih istraživanja, tada se jasno može zaključiti da su vrijednosti nasljednosti varirale, pa čak u određenim datumima i imale vrijednost nula. Postavlja se logično razmišljanje o tome da različite vrijednosti nasljednosti između iznesenih istraživanja mogu imati razlog upravo iz činjenice da nisu svi autori na jednak način uzorkovali fenološke pojave, a da nisu niti po jednakim

modelima računali parametre. Ovo se ističe da bi se podkrijepilo gore navedene činjenice kako je teško povući jasnu usporedbu sa drugim istraživanjima i donijeti uniformni zaključak.

Svojstva koja su usko povezana sa životnom sposobnošću imaju veći koeficijent varijacije za aditivnu genetsku i negenetsku varijabilnost nego svojstva koja su pod slabijim selekcijskim pritiskom (Houle 1992). Ovo je suprotno opće prihvaćenom zaključku koji je baziran samo na temelju usporedbe vrijednosti nasljednosti. Niske vrijednosti nasljednosti, za životnu sposobnosti, najbolje su objašnjive sa njihovom velikom varijancom ostatka. Visoka vrijednost aditivne genetske varijabilnosti i varijabilnosti ostatka mogu se objasniti velikim brojem genetičkih i ekoloških događaja kojima su oni izloženi ili nedostatkom stabilizirajuće selekcije kako bi se smanjila njihova fenotipska varijanca. Vrijednosti adaptacijske prilagodbe u ovom istraživanju pokazale su trend smanjenja tijekom trogodišnjeg istraživanja.

Povećanje vrijednosti nasljednosti sa starošću poljskog jasena nesumljivo je dobar znak u pogledu budućih programa oplemenjivanja i očuvanja genetskih izvora. Kompleksnost biotičkih i abiotičkih čimbenika koji uvjetuju nestabilnost u ekosustavu poljskog jasena zasigurno otežavaju jasnije razumijevanje problema. Potrebno je po uzoru na druga istraživanja provesti analizu zastupljenosti različitih vrsta fitopatogena koji nesumljivo doprinose nestabilnosti u ekosustavima poljskog jasena, te procijeniti supanj otpornosti i utvrditi kvantitativne parametre za oštećenja.

4.3. ISTRAŽIVANA FENOLOŠKA SVOJSTVA LISTANJA

Izučavanjem fenoloških svojstava poljskog jasena dobiva se bolji uvid u genetičku konstituciju vrste, te bolje razumijevanje njegove adaptacijske sposobnosti na stanišne uvjete u kojima prirodno pridolazi. Hänninen i sur. (1990) ističe dvije vrste adaptacije: adaptaciju preživljavanja, koja podrazumijeva sposobnost jedinke da preživi izmijenjene okolišne uvjete i adaptaciju kapaciteta koja podrazumijeva sposobnost jedinke da učinkovito iskoristi sve raspoložive resurse u svom okolišu. Fenološka svojstva su važna za oba tipa adaptacije, jer obilježavaju prijelaz iz faze mirovanja, njihovu otpornost u aktivnoj fazi, a ponajviše ranjivost u odnosu na nepovoljne uvjete okoliša. Ako vrste šumskog drveća različito reagiraju na promjenu globalne klime, doći će do promjene konkurentskih odnosa između vrsta, a samim time i do promjene sastava šumskih ekosustava i pomicanja granica areala pojedinih vrsta (Kramer i sur. 2000).

Dva kritična prioriteta u pogledu buduće klime su upravljanje vodenim resursima i razumijevanje utjecaja klimatskih promjena na biljni pokrov (Zeppel i sur. 2014), budući da fenologija predstavlja najbolji instrument za detekciju i procjenu utjecaja klimatskih promjena (Roetzer i sur. 2000). U podnebljima sa izraženim vremenskim sezonalnostima šumsko drveće se na te uvjete rasta prilagođava fenologijom. Dođe li do naglih klimatskih promjena tada će se zasigurno šumsko drveće teže prilagoditi novonastalom okruženju za razliku od biljnih vrsta sa značajno kraćim životnim vijekom. Za procjenu mogućih utjecaja klimatskih promjena na uspijevanje različitih šumskih ekosustava u Europi, važno je razumijeti klimatske čimbenike koji izravno utječu na fenološka ispoljavanja (Kramer i sur. 2000).

Fenološke pojave poput početka listanja, jesenke obojenosti, opadanja lišća i sl. pod utjecajem su više različitih čimbenika poput kompeticije na staništu, kemijskog sastava tla, genetske konstitucije, starosti jedinke, ali najveći izvor aktivacije svih tih pojava ipak predstavljaju vremenski parametri kojima je neka vrsta ili populacija izložena.

Rezultati fenoloških istraživanja početka listanja poljskog jasena u klonskim sjemenskim plantažama pokazuju značajne razlike u vremenu početka listanja kroz istraživane godine, što je potvrđeno provedenom analizom varijance ($p = 0,000005$). Godina 2015. pokazuje tendenciju kasnijeg trenda početka listanja, te ju također obilježavaju znatno manje vrijednosti ukupnih negativnih temperaturnih jedinica, a više vrijednosti ukupne sunčeve insolacije u odnosu na druge dvije istraživane godine. Značajne razlike u početku listanja poljskog jasena

po istraživanim godinama uvjetovane su različitim klimatskim obilježjima kroz godine u periodu prije nastupa listanja (temperature, oborine, insolacija).

Analizom varijance potvrđeno je postojanje ranih i kasnih genotipova u klonskim sjemenkim plantažama poljskog jasena, s obzirom na početak listanja, što može biti od velikog značaja pri selekciji manje osjetljivih klonova na infekciju patogena *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya. Stabla sa kraćim vegetacijskim periodom izbjegavaju infekciju zbog ranog opadanja lišća i manje su podložna patogenu (McKinney i sur. 2011). Otporni genotipovi listaju ranije uz pretpostavku i da je stariji list otporniji (Hauptman i sur. 2016; Kirisits i Freinschlag 2012). Istraživani klonovi su podijeljeni na dvije ekotipske forme (rana i kasna), unutar svake klonske sjemenske plantaže. Pripadnost klonova ekotipskim formama nije pratilo njihovo geografsko porijeklo, čime je dodatno potvrđena značajna unutarpopulacijska varijabilnost poljskog jasena. Klonsku sjemensku plantažu Čazma karakterizira veći udio klonova koji pripadaju kasnoj ekotipskoj formi, za razliku od klonske sjemenske plantaže Nova Gradiška u kojoj veći udio čine klonovi rane ekotipske forme. Ova činjenica ukazuje na to da listanje u prosjeku nešto ranije kreće u istočnim populacijama u odnosu na zapadne. Opravdanost ekotipskih formi potvrđeno je analizom varijance. Vrijednosti koeficijenta varijabilnosti smanjivali su se sa starošću sjemenkih plantaža što ukazuje na veću stabilnost i ujednačenost fenoloških karakteristika između rameta s povećanjem njihove dobi.

Fenološka varijabilnost početka listanja utvrđena je i kod provenijencija običnog jasena u istraživanju provedenom u Belgiji, gdje su bile uključene provenijencije iz Francuske, Irske i Škotske. Francuske populacije pokazale su se kao ranolistajuće forme, dok su irske i škotske populacije iskazale svojstvo kasnolistajućih formi. Osim utvrđivanja fenoloških formi u istraživanjima je provedena analiza kemijskih spojeva na ispitivanim biljkama, te su rezultati iskazali kako su u rano listajućim formama izmjerene veće količine enzima putrescina i manje količine ugljikohidrata za razliku od kasno listajućih formi (Jouve i sur. 2007).

U sličnom istraživanju, također na običnom jasenu, provenijencije iz Poljske iskazuju svojstvo rano listajućih formi, dok su provenijencije iz Češke bile kasno listajuće (Smith 2011). von Wuehlisch i sur. (1995) izvještavaju kako istočne i jugoistočne provenijencije prirodne rasprostranjenosti obične bukve listaju ranije za razliku od provenijencija iz zapadnih djelova rasprostranjenja koje listaju znatno kasnije.

Mnogo je fenoloških modela razvijeno sa ciljem predviđanja fenoloških ispoljavanja no u konačnici svi ti modeli su empirijski, nelinearni i neugnježđeni, teško ih je testirati samostalno i uspoređivati (Chuine 2000). U literaturi ne postoji jasna suglasnost koji je model najbolji, no jednostavni empirijski modeli predstavljaju veću varijaciju nego složeni procesni modeli (Cannell i Smith 1986). Model koji se najbolje uklapa u jedan set podataka može se loše uklapati u drugi set podataka (Chuine i sur. 1998, 1999) ili neće uopće funkcionirati primjenjuje li se na drugoj vrsti (Hunter i Lechowicz 1992). Jedan od najjednostavnijih modela pozitivnih temperaturnih suma je Growing Degree Days model (Snyder 1985). On se temelji na minimalnim i maksimalnim dnevnim temperaturama, te na temperaturnom pragu koji je svojstven za svaku pojedinu vrstu, pa čak i za genotipove unutar vrsta. Početak mjerenja je različit ovisno od autora, no uobičajen je početak od 1. siječnja.

Ispitane su mogućnosti primjene modela Growing Degree Days u klonskim sjemenskim plantažama na primjeru početka listanja poljskog jasena. Za početak mjerenja temperaturnih suma izabrana su tri različita datuma (1. studeni, 1. prosinac, 1 siječanj), te je za svaki od tri početna datuma ispitano 20 temperaturnih pragova (od 1 °C do 20 °C). Provedenim korelacijskim analizama, za obje klonske sjemenske plantaže vrijednost korelacijskog koeficijenta bio je najznačajniji za početak mjerenja od 1. studenog (tablica 23, 25). S obzirom na temperaturni prag u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma najznačajniji korelacijski koeficijent bio je 0,83 za temperaturni prag od 13 °C, dok je u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška iznosio 15 °C, sa vrijednošću korelacijskog koeficijenta 0,82.

Temperatura je najistraživaniji klimatološki parametar kada govorimo o fenološkim modeliranjima. Utjecaj noćnih i dnevnih temperatura na početak listanja šumskog drveća značajno se razlikuje, te je tako utjecaj dnevnih temperatura tri puta značajniji u odnosu na noćne (Fu i sur. 2016). Pinto i sur. (2011) na primjeru *Quercus ilex* i *Quercus suber* ispituju odnos srednjih dnevnih temperatura i početka listanja, te uz sve druge klimatološke parametre upravo se temperatura pokazala kao najznačajnija. U provedenim istraživanjima kod poljskog jasena također su zbrojene srednje dnevne vrijednosti temperature kroz sve tri istraživane godine i to temperature iznad 0 °C i iznad 5 °C, sa tri različita početna datuma mjerenja. Kao i u ispitivanju modela Growing Degree Days i u slučaju srednjih dnevnih temperatura pokazalo se kako je najznačajniji korelacijski koeficijent, za obje plantaže, upravo početak mjerenja od 1. studenog. No, za razliku od istraživanja Pinto i sur. (2011) u ovom istraživanju temperatura

nije bila najutjecajniiji klimatološki parametar na početak listanja poljskog jasena, što ukazuje da su zahtjevi za fenološkim ispoljavanjima značajno ovisni o vrsti šumskog drveća. Tijekom deset godina, koristeći peludne zamke kod običnog jasena, utvrđeno je da se vrhunac količine peludi pojavljuje kod 741 toplinske jedinice i to u vremenu od 55 dana. Temperature ispod 0 °C, kao i kiša na početku cvatnje zahtjevale su dulji period, a temperature koje su zabilježene u studenome bile su vrlo važne za određivanje toplinske energije potrebne za početak cvatnje (Jato i sur. 2004). Predviđeni trendovi porasta globalne temperature zraka dokazano će najveće fenološke pomake uzrokovati kod vrste *Quercus robur* L., zatim nešto blaže kod *Betula pendula* L., a najmanje će na te promjene fenološki reagirati *Fagus sylvatica* L. (Fu i sur. 2013).

Kumulativna proljetna temperatura od prethodne godine, koja određuje vrijeme listanja, čini se da određuje i plodonošenje u tekućoj godini utvrdio je Tapper (1996) na osnovu 14-godišnjeg istraživanja. Ranolistajuća stabla često dovoljno rano prolistaju da se plodovi pojave u sljedećoj godini što rezultira obilnim urodom sjemena. S druge strane, kasnolistajuća stabla prolistavaju dovoljno rano samo u godinama sa toplim proljećem i plodonose samo u godinama dobrog uroda.

Istraživanje je također obuhvatilo i negativne temperaturne jedinice i njihov odnos naspram početka listanja poljskog jasena, a za tu svrhu primjenjen je Dynamic Model Chilling Portions model (Erez i sur. 1987). Dobiveni rezultati nisu ukazali na značajne razlike između genotipova ispitivanih klonskih sjemenskih plantaža Čazma i Nova Gradiška. Osim prethodno navedenog modela, a u dijelu istraživanja negativnih temperaturnih suma, ispitana su još dva modela kroz varijable prosječnih dnevnih temperaturnih suma. U prvom modelu ispitane su sve vrijednosti ispod 5 °C, a zatim sve vrijednosti ispod 0 °C. Dobiveni rezultati korelacijskih koeficijenata nisu ukazivali na značajne razlike između zbrojenih vrijednosti ispod 5 °C i ispod 0 °C niti u jednoj klonskoj sjemenskoj plantaži (tablica 30, 31). U drugom modelu testirana su tri temperaturna intervala (od 0 °C do 5 °C; od -5 °C do 0 °C; od -10 °C do -5 °C), no i u ovom dijelu vrijednosti korelacijskih koeficijenata nisu upućivale na značajne razlike između ispitivanih temperaturnih intervala (tablica 32, 33).

Sezonske promjene količina oborina često dovode do fiziološkog stresa, promjene u fenologiji, smanjenje prirasta, ali utjecaj ponajviše ovisi o smjeru promjena količine oborina kroz godišnja doba. U šumskim i travnjačkim ekosustavima izmjenjene količine oborina u ljetnim i proljetnim periodima imaju znatno veći utjecaj na vegetaciju nego promjene u

jesenskim i zimskim periodima (Zeppel i sur. 2014). U ovim istraživanjima uz temperaturu i oborine su iskazale visoku značajnost na početak listanja poljskog jasena (tablica 34).

Neke od prethodnih studija (Stewart i Dwyer 1994; Yuan i sur. 2007) navode da oborine kao jedan od pokretača fenoloških ispoljavanja imaju mnogo veći utjecaj na fenologiju prizemnog rašća, ali ne značajno u šumskih ekosustavima umjerenih područja (Dose i Menzel 2004; Morin i sur. 2010). Razlozi ovim tumačenjima leže u tome što šumsko drveće ima značajno dublji korijenov sustav, te za svoje fiziološke potrebe koristi vodu i iz dubljih slojeva pedosfere (Sarmiento i Monasterio 1983). Na primjeru poljskog jasena, kao jednog od predstavnika poplavnih staništa u Europi, moglo bi se zaključiti da je upravo ekologija staništa djelomični uzrok koji oborinama daje na značajnosti.

U nekim dijelovima tropskih ekosustava sunčeva insolacija predstavlja jedan od značajnijih čimbenika u fenološkim modeliranjima (Asner i Alencar 2010; Huete i sur. 2006). Fu i sur. (2015) napominju da niti fotoperiod, a niti insolaciju ne treba izostavljati ili smatrati manje bitnim čimbenikom prilikom modeliranja proljetnih fenoloških promjena. Andrić i Kajba (2017) navode kako je insolacija izrazito značajna klimatološka varijabla u procesu početka listanja poljskog jasena. U ovim istraživanjima insolacija je u odnosu na temperaturu i oborine značajno odstupala kroz provedene analize. Vrijednosti korelacijskih koeficijenata bile su izrazito visoke za prosinac i siječanj. Po svojim zahtjevima za svjetlom tijekom rasta i razvoja poljski jase se svrstava u red heliofilnih vrsta šumskog drveća iz čega zaključujemo odnos između ispoljavanja fenoloških svojstava i visoke značajnosti insolacije kao klimatološkog čimbenika.

Ukoliko je kod neke vrste temperatura glavni pokretač fenoloških događanja tada su štete od kasnih proljetnih i ranih jesenskih mrazeva minimalne za tu vrstu (Hakkinen i sur. 1998; Hänninen 1990), a ako je glavni pokretač dostupnost vode u tlu tada će štete od suše, kao što je embolija u ksilemu biti izbjegnute (Magnani i Borghetti 1995). Veće količine oborina prije vegetacijske sezone mogu povećati potrebu za toplinskim sumama (Fu i sur. 2014), što potvrđuje da oborine mogu također neizravno doprinijeti početku listanja. Utjecaj oborina na početak listanja izraženiji je nakon suhe zime, gdje upravo količina oborina u proljetnom periodu predstavlja jedini dostupni izvor vode biljkama (Shen i sur. 2015). Mehanizam utjecaja sunčeve insolacije na fenološke promjene nije do kraja razjašnjen (Calle i sur. 2010). Pretpostavka da je duljina dana, kao zasebna varijabla, dovoljna da objasni fiziološke procese početka listanja zastupana je u nekoliko studija (Borchert i sur. 2005; Borchert i Rivera 2001),

no novija istraživanja (Calle i sur. 2009) ukazuju na to da insolaciju također treba promatrati kao važnu varijablu u fenološkim istraživanjima.

4.4. ISTRAŽIVANA FENOLOŠKA SVOJSTVA CVJETANJA

Za šumsko drveće ekspresija spola nije strogo definirana niti unutar vrste, pa čak niti unutar jedne individue. Drveće se razmnožava najčešće pomoću vjetra ili eventualno pomoću kukaca prilikom čega cvjetovi mogu biti različite spolne građe. Spolna ekspresija cvjetova može se kod nekih vrsta mijenjati iz vegetacijske sezone u sezonu ili svakih nekoliko godina i to na razini populacije ili pojedinačnih stabala. Koncept konstantne životne spolnosti kakvu poznajemo kod životinjskog svijeta ne može se primjenjivati i u svijetu šumskog drveća (Barrett 2002).

Spolna struktura populacija šumskog drveća ovisi o mnogim čimbenicima. Uvjetovana je ponajprije o predzigotskim čimbenicima uslijed kojih je spol novih jedinki determiniran nasumičnom kombinacijom gameta, dok je s druge strane uvjetovan postzigotskim čimbenicima usljed kojih je različit opstanak spolova u različitim stanišnim uvjetima. Ostali čimbenici koji uvjetuju strukturu spolnosti su različito nastupanje spolne zrelosti, te ekološki uvjeti koji kod pojedinih vrsta mogu determinirati spol (Freeman i sur. 1980; Lloyd i Webb 1977; Waser 1984). Ženske jedinke mnogih vrsta šumskog drveća znatno su podložnije reagiranju na stresne uvjete staništa, a isto tako spolnu zrelost mogu dostići znatno kasnije u odnosu na muške individue. Veliki broj dvodomnih, kao i poligamnih biljnih vrsta mogu promijeniti svoje seksualno stanje kao odgovor na promjene u okolišu ili tijekom starosti. Labilnost seksualne ekspresije pojavljuje se kao vrijednost kod preživljavanja u slučajevima kada značajan dio ženskih jedinki mora podnijeti stvaranje sjemena ili plodova u nepovoljnim uvjetima okoliša. Labilni seksualni sustav može poboljšati genetski dobrinos u unutarpopulacijskoj varijabilnosti. Teža staništa, u smislu klimatoloških uvjeta, kod nekih vrsta dovode do favoriziranja razvoja muških, dok optimalna, odnosno idealna staništa formiranje ženskih cvjetova (Freeman i sur. 1980).

Kod roda *Fraxinus* spp. znatna je konfuzija vezana za spolnost i rodost stabala. Istraživanja provedena za američke vrste jasena utvrdila su prosječno postojanje 63 % muških cvatova, 36 % dvospolnih i 1 % ženskih cvatova (Coder 2008). Muški i ženski cvatovi u 99 % slučajeva bili su funkcionalni. Kod hermafroditnih cvatova funkcionalno dvospolno bilo je 25 %, dok su ostali bili funkcionalno ženski (61 %), a 4 % nije imalo spolnu funkciju.

U istraživanjima koje su proveli Ballian i Begić (2010) analizirana je struktura spolova u prirodnim populacijama tri vrste roda *Fraxinus* koje rastu u Bosni i Hercegovini, a za kontrolu su uzeli pensilvanijski jasen (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.). Analizom cvjetova poljskog

jasena u tri prirodne populacije (Boračko jezero, Berkovići, Puzići), autori su utvrdili muške, ženske i hermafroditne strukture spolnosti. Muške jedinke nisu utvrdili u populacijama Berkovići i Puzići, dok je udio muških jedinki u populaciji Boračko jezero iznosio 10 %. Udio ženskih jedinki po populacijama kretao se od 30,70 % do 85,34 %, dok je udio hermafroditnih iznosio od 14,66 % do 59,30 %.

Ženska (hermafroditna) stabla poljskog jasena puno energije troše na zametanje i formiranje plodova i neujednačene su im širine godova, ovisno o godinama plodonošenja, dok to nije slučaj s muškim jedinkama, koje iz toga razloga imaju bolje proizvodne mogućnosti (Vidaković 1963).

Deskriptivni statistički podaci dinamike cvjetanja poljskog jasena, provedenim u ovom istraživanju, ukazuju na to da se broj rameta (i klonova) u klonskim sjemenskim plantažama koji cvjetaju iz godine u godinu povećava. S druge strane, kontinuitet cvatnje, kao parametar koji pokazuje ponašanje individua koje su jednom započele sa cvjetanjem, iskazuje se u narednim godinama, i to sa vrijednošću iznad 80 % što je dobar pokazatelj za gospodarenje sjemenskim objektima, a i za planiranje osnivanja novih.

Istraživanja spolnosti poljskog jasena u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška utvrdila su postojanje muških i hermafroditnih cvatova, dok ženski cvatovi nisu utvrđeni. Od muških cvatova izdvojena su tri karakteristična morfološka oblika međusobno različita. Hermafroditni cvatovi po svojim razlikovnim karakteristikama mnogo su jednostavniji za razliku od muških cvatova, te je kod njih najvidljivija morfološka razlika u duljini kompletnog cvata.

Morand-Prieur i sur. (2003) istraživali su sposobnost kretanja peludi kod muških i hermafroditnih jedinki običnog jasena kako bi se bolje razjasnio njihov spolni polimorfizam. U pokusima oprašivanja i dobivenom sjemenu, pelud sa hermafroditnog cvata imala je znatno slabiji uspjeh oplodnje od peludi donora koji su imali samo muške cvatove. Tako je ovaj rezultat potvrdio iznenađujuće nisku reproduktivnu sposobnost hermafrodita u uvjetima kompeticije sa peludi jedinki samo sa muškim cvatovima.

Istraživanjem funkcionalnosti triecijske spolnosti kod *Fraxinus excelsior* L., pojava muških, hermafroditnih i ženskih jedinki, utvrđeno je stvaranje peludi kod muških stabala, sjemena i peludi kod hermafrodita, te sjemena kod ženskih jedinki (Albert i sur. 2013). Ekspresija

spolnosti nije bila labilna, tako da su ramete koje su pripadale istom klonu kroz godine iskazale slične spolne fenotipove.

Spolnost kod običnog jasena izražava se kao kontinuum između muških i ženskih jedinki, ali dominiraju hermafroditne jedinke. Razlike u spolnosti bile su najočiglednije između roditeljskih stabala i potomstava (Binggeli i Power 1991). Autori sugeriraju da sa godinama jasen može promijeniti spolnu funkciju tako da prevladavaju stabla sa muškim i hermafroditnim cvatovima u odnosu na ženske jedinke.

U završnom izvješću europskog projekta Fraxigen (2005) navodi se kako niti u jednom od provedenih istraživanja, a koja su se odnosila na spolnost poljskog jasena, nisu utvrđeni ženski cvatovi. Isključivo su determinirani muški i hermafroditni. Nadalje, početak cvjetanja poljskog jasena nastupa ranije od običnog jasena u područjima gdje skupa rastu. U godinama koje karakteriziraju značajno izmjenjeni klimatološki uvjeti može doći do sinkronizacije u cvjetanju, te samim time i do hibridizacije između poljskog i običnog jasena, s tim da će se hibridno sjeme u pravilu prije naći na običnom nego na poljskom jasenu. Razlog ovoj tvrdnji je taj što se češće preklapa spolna zrelost ženskih cvatova običnog jasena i oslobađanje peludi poljskog jasena, nego spolna zrelost hermafroditnih cvatova poljskog jasena i oslobađanje peludi običnog jasena.

Spolnost u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška utvrđivana je kroz tri sukcesivne godine (2015., 2016., 2017.) s iznimkom 2015. gdje u Čazmi nije analizirana, zbog juvenilne plantažne starosti. U klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma 2016. godine dominirala su stabla sa apsolutno muškim spolnim obilježjima, zatim stabla sa hermafroditnim, a najmanje je bilo stabala koja su u građi spolnosti imala i muške i hermafroditne cvatove. U istoj plantaži 2017. godine omjer spolnosti značajno se izmjenio u korist stabala sa muškim i hermafroditnim cvatovima, nešto malo je zabilježeno muških stabala, dok čisto hermafroditnih nije zabilježeno. U klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška 2015. godine dominirala su stabla sa hermafroditnim cvatovima, zatim muška stabla, dok su najmanji udio imala stabla sa muškim i hermafroditnim cvatovima. Godine 2016. smanjuje se udio stabala sa hermafroditnim cvatovima, no i dalje ostaju najdominantniji, zatim idu muška stabla, dok su opet najmanji udio imala stabla sa muškim i hermafroditnim cvatovima. U 2017. godini omjeri se znatno mijenjaju u korist stabala sa muškim i hermafroditnim cvatovima, nešto malo je zabilježeno čisto muških stabala, dok je najmanje bilo stabala sa samo hermafroditnim cvatovima. Veliki udio čisto muških i čisto

hermafroditnih stabala u prvim godinama istraživanja treba uzeti sa oprezom iz razloga što su pokusne biljke na kojima je analiza provedena bile relativno mlade. Pokrivenost krošanja cvatovima u malo slučajeva je bio potpun, odnosno u većini slučajeva s obzirom na starost biljaka pokrivenost krošanja cvatovima iznosila je okvirno 10% – 20 %. Ono što je za pretpostaviti je da će sa starošću biljaka i sa većim udjelom cvjetanja po jednoj biljci i karakteristike spolnosti po pojedinoj biljci biti znatno drugačije, odnosno da će ići u smjeru favoriziranja najvećeg udjela stabala koja imaju zastupljene i muške i hermafroditne cvatove. S druge strane, promjena omjera spolnosti iz godine u godinu provedenih istraživanja ukazivala je i na drugu činjenicu, a to je promjena spola istraživanih biljaka. Za temeljitije tvrdnje o promjeni spola kod poljskog jasena potrebno je nastaviti provedena istraživanja kako bi se obuhvatio veći broj podataka. Isto se odnosi i na iznošenje tvrdnje kako je kod poljskog jasena moguće evidentirati čisto muška stabla.

5. ZAKLJUČCI

1. Istraživanjem genetičke diferencije poljskog jasena sa osam mikrosatelitnih biljega, u dvije klonske sjemenske plantaže, utvrđena je signifikantna unutarpopulacijska varijabilnost bez jasnog razdvajanja genotipova po sjemenskim regijama.
2. Vrijednosti genetskih parametara za istraživano kvantitativno svojstvo listanja, kao što su genetska varijanca i nasljednost, povećavale su se sa plantažnom starošću, a vrijednosti varijance okoliša su se smanjivale, što ukazuje na sve izraženiju genetsku kontrolu svojstva, njegovu stabilnost i ujednačenost.
3. Fenološka istraživanja za svojstvo listanja statistički su potvrdila opravdanost razdvajanja genotipova poljskog jasena na dvije ekotipske forme (rane i kasne). Prosječna razlika u listanju ranih i kasnih klonova iznosila je dvanaest dana i nije pratila njihovo geografsko porijeklo čime se potvrđuje njihova individualna unutarpopulacijska varijabilnost.
4. Ispitane su mogućnosti primjene modela GDD (Growing Degree Days) i DMCH (Dynamic Model Chilling Portions), pa je prag kod temperaturnih suma za sjemenske plantaže iznosio 13 °C, odnosno 15 °C, sa početkom mjerenja od 1. studenoga, dok za različite pragove istraživanih niskih temperatura nije dobivena statistički značajna razlika.
5. U provedenim istraživanjima klimatoloških parametara, uz temperaturu i oborine, insolacija se iskazala kao najznačajniji čimbenik za ispoljavanje svojstva listanja kod poljskog jasena.
6. Istraživanjem spolnosti i cvatnje u sjemenskim plantažama utvrđeno je postojanje muških i hermafroditnih cvatova, dok ženski cvatovi nisu utvrđeni. Zapažena je i promjena omjera spolnosti u sjemenskim plantažama, kao i promjena spola kod istih genotipova tijekom istraživanih godina.

6. POPIS CITIRANE LITERATURE

- Ainsworth, E. A., Long, S. P., 2005: What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂, *New Phytologist*, 165(2): 351-372.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., Curtis-McLane, S., 2008: Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations, *Evolutionary Applications*, 1(1): 95-111.
- Albert, B., Morand-Prieur, M. É., Brachet, S., Gouyon, P. H., Frascaria-Lacoste, N., Raquin, C., 2013: Sex expression and reproductive biology in a tree species, *Fraxinus excelsior* L, *Comptes Rendus Biologies*, 336(10): 479-485.
- Alberto, F., Bouffier, L., Louvet, J. M., Lamy, J. B., Delzon, S., Kremer, A., 2011: Adaptive responses for seed and leaf phenology in natural populations of sessile oak along an altitudinal gradient, *Journal of Evolutionary Biology*, 24(7): 1442-1454.
- Andrić, I., Kajba, D., 2017: The impact of environmental drivers on narrow-leaved ash (*Fraxinus angustifolia* Vahl) budburst dates, *Šumarski list*, 141(1-2): 7-13.
- Andrić, I., Poljak, I., Milotić, M., Idžojić, M., Kajba, D., 2016: Fenološka svojstva listanja poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u klonskoj sjemenskoj plantaži, *Šumarski list*, 140(3-4): 117-126.
- Anić, I., 1997: Regeneration of narrow-leaved ash stands (*Fraxinus angustifolia* Vahl) in central Croatia, *Glasnik za šumske pokuse*, 34: 1-40.
- Anić, I., 2001: Uspijevanje i pomlađivanje sastojina poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u Posavini, *Doktorski rad, Sveučilište u Zagrebu*, 197 str.
- Anon. 1884: Contributions to phenology, *Nature*, 30: 558-559.

- Arora, R., Palta, J. P., 1991: A loss in the plasma membrane ATP-ase activity and its recovery coincides with incipient freeze-thaw injury and postthaw recovery in onion bulb scale tissue, *Plant Physiology*, 95(3): 846-852.
- Asner, G. P., Alencar, A., 2010: Drought impacts on the Amazon forest: the remote sensing perspective, *New Phytologist*, 187(3): 569-578.
- Baliuckas, V., 2002: Life history traits and broadleaved tree genetics, Doktorski rad, Swedish University of Agriculture Sciences, 118 str.
- Ballian, D., Begić, N., 2010: Spolnost vrsta roda *Fraxinus* u Bosni i Hercegovini, U: D. Dubravka, E. Muratović, A. Nizić, V. Beus, S. Redžić, D. Ballian, N. Begić, P. Grgić, N. Jasprica, M. Ruščić, A. Lasić, S. Trožić-Borovac, A. Rokolj, D. Hafner i Č. Šilić (ur.), *Matica Hrvatska Sarajevo, Bemust*, 47-62 str., Sarajevo.
- Ballian, D., Jukić, B., Balić, B., Kajba, D., von Wuehlisch, G., 2015: Fenološka varijabilnost obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u međunarodnom pokusu provenijencija, *Šumarski list*, 139(11-12): 531-533.
- Ballian, D., Kajba, D., 2011: Oplemenjivanje šumskog drveća i očuvanje njegove genetske raznolikosti, *Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu*, 299 str., Zagreb.
- Baral, H. O., Queloz, V. K., Hosoya, T. S., 2014: *Hymenoscyphus fraxineus*, the correct scientific name for the fungus causing ash dieback in Europe, *IMA Fungus*, 5(1): 79-80.
- Barrett, S. C. H., 2002: The evolution of plant sexual diversity, *Nature Reviews Genetics*, 3(4): 274-284.
- Basler, D., Korner, C., 2012: Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species, *Agricultural and Forest Meteorology*, 165: 73-81.
- Bayes, T., 1763: An essay towards solving a problem in the doctrine of chances *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 370-418 str., London.

- Beatty, G. E., Brown, J. A., Cassidy, E. M., Finlay, C. M. V., McKendrick, L., Montgomery, W. I., Reid, N., Tosh, D. G., Provan, J., 2015: Lack of genetic structure and evidence for long-distance dispersal in ash (*Fraxinus excelsior*) populations under threat from an emergent fungal pathogen: implications for restorative planting, *Tree Genetics & Genomes*, 11(3): 53.
- Beaubien, E. G., Freeland, H. J., 2000: Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature, *International Journal of Biometeorology*, 44(2): 53-59.
- Belletti, P., Camerano, P., Ferrazzini, D., Fiorentin, R., Cego Pernigotto, F., 2015: Biological, ecological and genetic aspects of Narrow leaved ash (*Fraxinus angustifolia* Vahl) in the northeastern Italy, *Journal of Silviculture and Forest Ecology*, 12(1): 25-40.
- Bennie, J., Kubin, E., Wiltshire, A., Huntley, B., Baxter, R., 2010: Predicting spatial and temporal patterns of bud-burst and spring frost risk in north-west Europe: the implications of local adaptation to climate, *Global Change Biology*, 16(5): 1503-1514.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., Kafka, V., 2004: Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec, *Ecology*, 85(7): 1916-1932.
- Billington, H. L., Pelham, J., 1991: Genetic Variation in the Date of Budburst in Scottish Birch Populations: Implications for Climate Change, *Functional Ecology*, 5(3): 403-409.
- Binggeli, P., Power, A. J., 1991: Gender variation in ash (*Fraxinus excelsior* L.), U: Proceedings of the Irish Botanists' Meeting, Ireland University College Dublin 42 str.,
- Bogdan, S., 2006: Varijabilnost posavskih populacija poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u testovima polusrodnika, Doktorski rad, Sveučilište u Zagrebu, 276 str.
- Bogdan, S., Kajba, D., Franjić, J., Idžojić, M., Škvorc, Ž., Trupčević Katičić, I., 2007: Genetic variation in quantitative traits within and among Croatian narrow-leaved ash (*Fraxinus angustifolia* Vahl) populations assessed in an open-pollinated progeny test, *Periodicum biologorum*, 109(1): 1-11.

- Borchert, R., Renner, S. S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., Spichiger, R., von Hildebrand, P., 2005: Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator, *Nature*, 433(7026): 627-629.
- Borchert, R., Rivera, G., 2001: Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees, *Tree Physiology*, 21(4): 213-221.
- Botstein, D., White, R. L., Skolnick, M., Davis, R. W., 1980: Construction of a genetic-linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms, *American Journal of Human Genetics*, 32(3): 314-331.
- Brachet, S., Jubier, M. F., Richard, M., Jung-Muller, B., Frascaria-Lacoste, N., 1999: Rapid identification of microsatellite loci using 5' anchored PCR in the common ash *Fraxinus excelsior*, *Molecular Ecology*, 8(1): 160-163.
- Broadmeadow, M., Randle, T., 2002: The impacts of increased CO₂ concentration on tree growth and function, U: M. Broadmeadow (ur.), *Climate Change: Impacts on UK Forests*, Forestry Commission, 119-140 str., Edinburgh.
- Broadmeadow, M., Ray, D., Samuel, C. J. A., 2005: Climate change and the future for broadleaved tree species in Britain, *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 78(2): 145-161.
- Brookfield, J. F. Y., 1996: A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency, *Molecular Ecology*, 5(3): 453-455.
- Buse, A., Good, J., 1996: Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and budburst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change, *Ecological Entomology*, 21(4): 335-343.
- Caffarra, A., Donnelly, A., 2011: The ecological significance of phenology in four different tree species: effects of light and temperature on bud burst, *International Journal of Biometeorology*, 55(5): 711-721.

- Calle, Z., Schlumpberger, B. O., Piedrahita, L., Leftin, A., Hammer, S. A., Tye, A., Borchert, R., 2010: Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics, *Trees Structure and Function*, 24(5): 865-877.
- Calle, Z., Strahler, A. H., Borchert, R., 2009: Declining insolation induces synchronous flowering of *Montanoa* and *Simsia* (Asteraceae) between Mexico and the Equator, *Trees Structure and Function*, 23(6): 1247-1254.
- Campbell, R. K., Sugano, A. I., 1975: Phenology of bud burst in douglas-fir related to provenance, photoperiod, chilling, and flushing temperature, *Botanical Gazette*, 136(3): 290-298.
- Cannell, M. G. R., Smith, R. I., 1986: Climatic warming, spring budburst and forest damage on trees, *Journal of Applied Ecology*, 23(1): 177-191.
- Cavalli-Sforza, L. L., Edwards, A. W. F., 1967: Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures, *Evolution*, 21(3): 550-570.
- Chouard, P., 1960: Vernalization and its relations to dormancy, *Annual Review of Plant Physiology*, 11(1): 191-238.
- Chuine, I., 2000: A unified model for budburst of trees, *Journal of Theoretical Biology*, 207(3): 337-347.
- Chuine, I., Belmonte, J., Mignot, A., 2000: A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations, *Journal of Ecology*, 88(4): 561-570.
- Chuine, I., Cour, P., Rousseau, D. D., 1998: Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing, *Plant Cell and Environment*, 21(5): 455-466.
- Chuine, I., Cour, P., Rousseau, D. D., 1999: Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees: implications for tree phenology modelling, *Plant Cell and Environment*, 22(1): 1-13.

- Clark, J. R., 2013: Adaptation of ash (*Fraxinus excelsior* L.) to climate change, Doktorski rad, Bangor University, 215 str.
- Cleland, E. E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H. A., Schwartz, M. D., 2007: Shifting plant phenology in response to global change, *Trends in Ecology & Evolution*, 22(7): 357-365.
- Coder, K. D., 2008: Tree Sex: Gender & Reproductive Strategies, University of Georgia Warnell School of Forestry & Natural Resources, 30 str.
- Čortan, D., Mačar, V., Vukičević, V., Šijačić-Nikolić, M., 2017: Morphometric variability of narrow-leaved ash samaras at the test-tree level, *Glasnik Šumarskog fakulteta*, 115: 55-64.
- Davis, M. B., Shaw, R. G., Etterson, J. R., 2005: Evolutionary responses to changing climate, *Ecology*, 86(7): 1704-1714.
- De Réaumur, R. A. F., 1735: Observation du thermomètre, faites à Paris pendant l'année 1735, comparées avec celles qui ont été faites sous la ligne, à l'Isle de France, à Alger et en quelquesunes de nos isles de l'Amérique, *Memoires de l'Académie des Sciences de Paris*.
- DHMZ Državni hidrometeorološki zavod Republike Hrvatske.
- Diminić, D., Kajba, D., Milotić, M., Andrić, I., Kranjec, J., 2017: Susceptibility of *Fraxinus angustifolia* clones to *Hymenoscyphus fraxineus* in lowland Croatia, *Baltic Forestry*, 23(1): 233-243.
- Doi, H., Takahashi, M., Katano, I., 2010: Genetic diversity increases regional variation in phenological dates in response to climate change, *Global Change Biology*, 16(1): 373-379.
- Dose, V., Menzel, A., 2004: Bayesian analysis of climate change impacts in phenology, *Global Change Biology*, 10(2): 259-272.

- Drake, B. G., González Meler, M. A., Long, S. P., 1997: More efficient plants: A Consequence of Rising Atmospheric CO₂?, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48(1): 609-639.
- Ducrey, M., Barthélémy, D., Pichot, C., Giannini, R., Raddi, P., Roques, A., Sales Luis, J., Thibaut, B., Teissier Du Cros, E., 1999: *Cypress : a practical handbook*, Studio Leonardo, 139 str., Florence, Italie.
- Earl, D. A., von Holdt, B. M., 2012: STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method, *Conservation Genetics Resources*, 4(2): 359-361.
- El Mousadik, A., Petit, R. J., 1996: High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco, *Theoretical and Applied Genetics*, 92(7): 832-839.
- Elkassaby, Y. A., Park, Y. S., 1993: Genetic-variation and correlation in growth, biomass, and phenology of douglas-fir diallel progeny at different spacings, *Silvae genetica*, 42(6): 289-297.
- Enderle, R., Nakou, A., Thomas, K., Metzler, B., 2015: Susceptibility of autochthonous German *Fraxinus excelsior* clones to *Hymenoscyphus pseudoalbidus* is genetically determined, *Annals of Forest Science*, 72(2): 183-193.
- Erez, A., Fishman, S., Gat, Z., Couvillon, G. A., 1987: Evaluation of winter climate for breaking bud rest using the dynamic model, U: International Workshop on Apple Culture in the Tropics and Subtropics, (232): 76-89 str.,
- Erez, A., Fishman, S., Gat, Z., Couvillon, G. A., 1988: Evaluation of winter climate for breaking bud rest using the dynamic model, U: International Society for Horticultural Science (ISHS), Leuven, Belgium, 76-89 str.,
- Estiarte, M., Puig, G., Penuelas, J., 2011: Large delay in flowering in continental versus coastal populations of a Mediterranean shrub, *Globularia alypum*, *International Journal of Biometeorology*, 55(6): 855-865.

- Evans, H., Straw, N., Watt, A., 2002: Climate change: implications for insect pests, U: M. Broadmeadow (ur.), Climate Change: Impacts on UK Forests, Forestry Commission, 99-118 str., Edinburgh.
- Excoffier, L., Laval, G., Schneider, S., 2005: Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis, *Evolutionary Bioinformatics*, 1: 47-50.
- 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 data, *Genetics*, 131(2): 479-491.
- Falconer, D. S., 1989: An Introduction to Quantitative Genetics (3 ed.), Longman/Wiley, 438 str., New York.
- Falconer, D. S., Mackay, T. F., 1996: Introduction to quantitative genetics (4th ed ed.), Longman, 464 str.,
- Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J. K., 2003: Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies, *Genetics*, 164(4): 1567-1587.
- Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J. K., 2007: Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles, *Molecular Ecology Notes*, 7(4): 574-578.
- Farmer, R. E., 1968: Sweetgum dormancy release: effects of chilling, photoperiod, and genotype, *Physiologia Plantarum*, 21(6): 1241-1248.
- Farmer, R. E., 1993: Latitudinal variation in height and phenology of balsam poplar, *Silvae genetica*, 42(2-3): 148-153.
- Fernandez-Manjarres, J. F., Gerard, P. R., Dufour, J., Raquin, C., Frascaria-Lacoste, N., 2006: Differential patterns of morphological and molecular hybridization between *Fraxinus excelsior* L. and *Fraxinus angustifolia* Vahl (Oleaceae) in eastern and western France, *Molecular Ecology*, 15(11): 3245-3257.

- Ferrazzini, D., Monteleone, I., Belletti, P., 2007: Genetic variability and divergence among Italian populations of common ash (*Fraxinus excelsior* L.), *Annals of Forest Science*, 64(2): 159-168.
- Fisher, R. A., 1918: The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance, *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 52: 399-433.
- Fishman, S., Erez, A., Couvillon, G. A., 1987: The temperature dependence of dormancy breaking in plants - mathematical analysis of a 2 step model involving a cooperative transition, *Journal of Theoretical Biology*, 124(4): 473-483.
- Fitter, A. H., Fitter, R. S. R., 2002: Rapid changes in flowering time in british plants, *Science*, 296(5573): 1689-1691.
- Fraxigen. 2005: Ash species in Europe: biological characteristics and practical guidelines for sustainable use, Oxford Forestry Institute, 24 str., United Kingdom.
- Freeman, D. C., Harper, K. T., Charnov, E. L., 1980: Sex change in plants: Old and new observations and new hypotheses, *Oecologia*, 47(2): 222-232.
- Fu, Y. S. H., Campioli, M., Deckmyn, G., Janssens, I. A., 2013: Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species, *Agricultural and Forest Meteorology*, 181: 125-132.
- Fu, Y. S. H., Liu, Y., De Boeck, H. J., Menzel, A., Nijs, I., Peaucelle, M., Peñuelas, J., Piao, S., Janssens, I. A., 2016: Three times greater weight of daytime than of night-time temperature on leaf unfolding phenology in temperate trees, *New Phytologist*, 212(3): 590-597.
- Fu, Y. S. H., Piao, S. L., Vitasse, Y., Zhao, H. F., De Boeck, H. J., Liu, Q., Yang, H., Weber, U., Hanninen, H., Janssens, I. A., 2015: Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980-2012: effects of chilling, precipitation and insolation, *Global Change Biology*, 21(7): 2687-2697.

- Fu, Y. S. H., Piao, S. L., Zhao, H. F., Jeong, S. J., Wang, X. H., Vitasse, Y., Ciais, P., Janssens, I. A., 2014: Unexpected role of winter precipitation in determining heat requirement for spring vegetation green-up at northern middle and high latitudes, *Global Change Biology*, 20(12): 3743-3755.
- Fukarek, P., 1954: Poljski jasen (*Fraxinus angustifolia* Vahl), *Šumarski list*, 78(9-10): 433-453.
- Fukarek, P., 1983: Poljski jasen, U: Z. Potočić (ur.), *Šumarska enciklopedija*, Jugoslavenski leksikografski zavod „Miroslav Krleža“, Vol. II, 171-177 str., Zagreb.
- Fukarek, P., 1987: Poljski jasen, U: Z. Potočić (ur.), *Šumarska enciklopedija*, Vol. II, Jugoslavenski leksikografski zavod "Miroslav Krleža", 172-175 str.
- Fussi, B., Konnert, M., 2014: Genetic analysis of European common ash (*Fraxinus excelsior* L.) populations affected by ash dieback, *Silvae genetica*, 63(1-6): 198.
- Gerard, P. R., Fernandez-Manjarres, J. F., Frascaria-Lacoste, N., 2006: Temporal cline in a hybrid zone population between *Fraxinus excelsior* L. and *Fraxinus angustifolia* Vahl, *Molecular Ecology*, 15(12): 3655-3667.
- Gérard, P. R., Temunović, M., Sannier, J., Bertolino, P., Dufour, J., Frascaria-Lacoste, N., Fernández-Manjarrés, J. F., 2013: Chilled but not frosty: understanding the role of climate in the hybridization between the Mediterranean *Fraxinus angustifolia* Vahl and the temperate *Fraxinus excelsior* L. (Oleaceae) ash trees, *Journal of Biogeography*, 40(5): 835-846.
- Ghelardini, L., Berlin, S., Weih, M., Lagercrantz, U., Gyllenstrand, N., Ronnberg-Wastljung, A. C., 2014: Genetic architecture of spring and autumn phenology in *Salix*, *Bmc Plant Biology*, 14: 18.
- Glavač, V., 1959: O šumi poljskog jasena sa kasnim drijemovcem (*Leucoieto-Fraxinetum angustifoliae* ass. nov.), *Šumarski list*(1-3): 39-45.

- Gosling, P. G., Broadmeadow, M., 2006: Seed dormancy and climate change, Forest Research, Annual Report and Accounts 2004 - 2005, Forestry Commission, Edinburgh, 21 str.
- Goudet, J., 2002: FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices, version 2.9.3.
- Gross, A., Holdenrieder, O., Pautasso, M., Queloz, V., Sieber, T. N., 2014: *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the causal agent of European ash dieback, *Molecular Plant Pathology*, 15(1): 5-21.
- Hakkinen, R., Linkosalo, T., Hari, P., 1998: Effects of dormancy and environmental factors on timing of bud burst in *Betula pendula*, *Tree Physiology*, 18(10): 707-712.
- Haldane, J. B., 1932: The causes of evolution, Longmans, Green and Co., 223 str., London; New York.
- Hamrick, J. L., 2004: Response of forest trees to global environmental changes, *Forest Ecology and Management*, 197(1): 323-335.
- Hamrick, J. L., Godt, M. J. W., Sherman-Broyles, S. L., 1992: Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species, *New Forests*, 6(1): 95-124.
- Hänninen, H., 1990: Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions, *Acta Forestalia Fennica*, 231: 1-47.
- Hänninen, H., Häkkinen, R., Hari, P., Koski, V., 1990: Timing of growth cessation in relation to climatic adaptation of northern woody plants, *Tree Physiology*, 6(1): 29-39.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D. W., Medina-Elizade, M., 2006: Global temperature change, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(39): 14288-14293.

- Hansen, T. F., Pélabon, C., Armbruster, W. S., Carlson, M. L., 2003: Evolvability and genetic constraint in *Dalechampia blossoms*: components of variance and measures of evolvability, *Journal of Evolutionary Biology*, 16(4): 754-766.
- Harrington, C. A., Gould, P. J., Bradley, C. J., 2010: Modeling the effects of winter environment on dormancy release of Douglas-fir, *Forest Ecology and Management*, 259(4): 798-808.
- Hartl, D. L., Clark, A. G., 1997: *Principles of Population Genetics* (3 ed.), Sinauer Associates Inc, 569 str.,
- Hartl, D. L., Jones, E. W., 1998: *Genetics: Principles and Analysis*, Jones & Bartlett Pub, 854 str.,
- Hauptman, T., Ogris, N., de Groot, M., Piskur, B., Jurc, D., 2016: Individual resistance of *Fraxinus angustifolia* clones to ash dieback, *Forest Pathology*, 46(4): 269-280.
- Hebel, I., Haas, R., Dounavi, A., 2006: Genetic variation of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) populations from provenance regions in southern Germany by using nuclear and chloroplast microsatellites, *Silvae genetica*, 55(1-6): 38.
- Heide, O. M., 1993: Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees, *Physiologia Plantarum*, 88(4): 531-540.
- Heide, O. M., 2003: High autumn temperature delays spring bud burst in boreal trees, counterbalancing the effect of climatic warming, *Tree Physiology*, 23(13): 931-936.
- Heide, O. M., Prestrud, A. K., 2005: Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear, *Tree Physiology*, 25(1): 109-114.
- Hemani, G., Knott, S., Haley, C., 2013: An Evolutionary Perspective on Epistasis and the Missing Heritability, *PLOS Genetics*, 9(2): e1003295.

Hendry, A. P., Day, T., 2005: Population structure attributable to reproductive time: isolation by time and adaptation by time, *Molecular Ecology*, 14(4): 901-916.

Heuertz, M., Carnevale, S., Fineschi, S., Sebastiani, F., Hausman, J. F., Paule, L., Vendramin, G. G., 2006: Chloroplast DNA phylogeography of European ashes, *Fraxinus* sp. (Oleaceae): roles of hybridization and life history traits, *Molecular Ecology*, 15(8): 2131-2140.

Heuertz, M., Hausman, J.-F., Hardy, O. J., Vendramin, G. G., Frascaria-Lacoste, N., Vekemans, X., Fenster, C., 2004: Nuclear microsatellites reveal contrasting patterns of genetic structure between western and southeastern european populations of the common ash (*Fraxinus excelsior* L), *Evolution*, 58(5): 976-988.

Heuertz, M., Hausman, J. F., Tsvetkov, I., Frascaria-Lacoste, N., Vekemans, X., 2001: Assessment of genetic structure within and among Bulgarian populations of the common ash (*Fraxinus excelsior* L.), *Molecular Ecology*, 10(7): 1615-1623.

Hillis, D. M., 1984: Misuse and modification of Nei's genetic distance, *Systematic Zoology*, 33(2): 238-240.

Horvath, D. P., Anderson, J. V., Chao, W. S., Foley, M. E., 2003: Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy, *Trends in Plant Science*, 8(11): 534-540.

Houle, D., 1992: Comparing evolvability and variability of quantitative traits, *Genetics*, 130(1): 195-204.

<http://dialogues.cgiar.org>

<http://hirc.botanic.hr/EpiSalvia/hr/hr-metode.htm>

<http://www.fao.org>

<https://www.qiagen.com/hr/resources>

<https://www.usanpn.org>

- Hu, L.-J., Uchiyama, K., Shen, H.-L., Saito, Y., Tsuda, Y., Ide, Y., 2008: Nuclear DNA Microsatellites Reveal Genetic Variation but a Lack of Phylogeographical Structure in an Endangered Species, *Fraxinus mandshurica*, Across North-east China, *Annals of Botany*, 102(2): 195-205.
- Huberty, A. F., Denno, R. F., 2004: Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis, *Ecology*, 85(5): 1383-1398.
- Hubisz, M. J., Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J. K., 2009: Inferring weak population structure with the assistance of sample group information, *Molecular Ecology Resources*, 9(5): 1322-1332.
- Huete, A. R., Didan, K., Shimabukuro, Y. E., Ratana, P., Saleska, S. R., Hutyyra, L. R., Yang, W. Z., Nemani, R. R., Myneni, R., 2006: Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season, *Geophysical Research Letters*, 33(6): 4.
- Hungate, B. A., Dukes, J. S., Shaw, M. R., Luo, Y., Field, C. B., 2003: Nitrogen and Climate Change, *Science*, 302(5650): 1512-1513.
- Hunter, A. F., Lechowicz, M. J., 1992: Predicting the timing of budburst in temperate trees, *Journal of Applied Ecology*, 29(3): 597-604.
- Huntley, B., Bartlein, P. J., Prentice, I. C., 1989: Climatic control of the distribution and abundance of beech (*Fagus* L.) in Europe and north America, *Journal of Biogeography*, 16(6): 551-560.
- Hurlbert, S. H., 1971: The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and Alternative Parameters, *Ecology*, 52(4): 577-586.
- Husson, C., Cael, O., Grandjean, J. P., Nageleisen, L. M., Marcais, B., 2012: Occurrence of *Hymenoscyphus pseudoalbidus* on infected ash logs, *Plant Pathology*, 61(5): 889-895.
- Ibáñez, I., Primack, R. B., Miller-Rushing, A. J., Ellwood, E., Higuchi, H., Lee, S. D., Kobori, H., Silander, J. A., 2010: Forecasting phenology under global warming, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555): 3247-3260.

- IBM Corporation Released. 2015: IBM SPSS Statistics for Windows, Version 23.0 (trial). Armonk, NY: IBM Corp.
- Idžojtić, M., 2005: Listopadno drveće i grmlje u zimskom razdoblju, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, 256 str., Zagreb.
- Idžojtić, M., 2009: Dendrologija: list, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, 903 str., Zagreb.
- Idžojtić, M., 2013: Dendrologija: cvijet, češer, plod, sjeme, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Hrvatske šume, 671 str., Zagreb.
- Ivanković, M., Popović, M., Katičić, I., von Wuehlisch, G., Bogdan, S., 2011: Kvantitativna genetska varijabilnost provenijencija obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) iz jugoistočne Europe, Šumarski list, 135(13): 25-36.
- Jarni, K., 2009: Variabilnost poljskega jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) v Sloveniji, Magistarski rad, Univerza v Ljubljani, 96 str.
- Jarni, K., Westergren, M., Kraigher, H., Brus, R., 2011: Morphological variability of *Fraxinus angustifolia* Vahl in the north-western Balkans, Acta societatis botanicorum Poloniae, 3(80): 245-252.
- Jato, V., Rodríguez-Rajo, J., Dacosta, N., Aira, M., 2004: Heat and chill requirements of *Fraxinus* flowering in Galicia (NW Spain), Grana, 43(4): 217-223.
- Jelić, M., Vučetić, V., 2012: Utječe li promjena klime na početak cvjetanja jorgovana?, Hrvatski meteorološki časopis, 46(46): 45-53.
- Jochner, S., Alves-Eigenheer, M., Menzel, A., Morellato, L. P. C., 2013: Using phenology to assess urban heat islands in tropical and temperate regions, International Journal of Climatology, 33(15): 3141-3151.

- Jouve, L., Jacques, D., Douglas, G. C., Hoffmann, L., Hausman, J. F., 2007: Biochemical characterization of early and late bud flushing in common ash (*Fraxinus excelsior* L.), *Plant Science*, 172(5): 962-969.
- Jovančević, M., 1973: Selekcija i uzgoj šumskog drveća na osnovama njihove spolnosti, Predavanje, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb, 16 str.
- Kajba, D., Ballian, D., 2007: Šumarska genetika, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Šumarski fakultet Univerziteta u Sarajevu, 283 str., Zagreb, Sarajevo.
- Kajba, D., Pavičić, N., Bogdan, S., Katičić, I., 2007: Pomotehnički zahvati u klonskim sjemenskim plantažama listača, *Šumarski list*, 131(11-12): 523-528.
- Kajba, D., Pavičić, N., Bogdan, S., Katičić, I., 2008: Pomotechnical treatments in the broadleaved clonal seed orchard, U: D. Lindgren (ur.), *Seed Orchard Conference*, 95-103 str., Umeå.
- Kirisits, T., Freinschlag, C., 2012: Ash dieback caused by *Hymenoscyphus pseudoalbidus* in a seed plantation of *Fraxinus excelsior* in Austria, *Journal of Agricultural Extension and Rural Development*, 4(9): 184-191.
- Kirisits, T., Matlakova, M., Mottinger-kroupa, S., Cech, T. L., Halmschlager, E., 2009: The current situation of ash dieback caused by *Chalara fraxinea* in Austria, *SDU Faculty of Forestry Journal*, A(Special Issue): 97-119.
- Klimo, E., Hager, H., 2001: Current Situation and Perspectives, U: E. Klimo i H. Hager (ur.), *The Floodplain Forests in Europe*, European Forest Institute Research, VI-XI str., Köln.
- Körner, C., Basler, D., 2010: Phenology Under Global Warming, *Science*, 327(5972): 1461-1462.
- Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M. T., de Winter, W., 2010: Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.)

- under climate change. Range, abundance, genetic diversity and adaptive response, *Forest Ecology and Management*, 259(11): 2213-2222.
- Kramer, K., Leinonen, I., Loustau, D., 2000: The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview, *International Journal of Biometeorology*, 44(2): 67-75.
- Kräutler, K., Kirisits, T., 2012: The ash dieback pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus* is associated with leaf symptoms on ash species (*Fraxinus* spp.), *Journal of Agricultural Extension and Rural Development*, 4(9): 261-265.
- Kremer, A., Ronce, O., Robledo-Arnuncio, J. J., Guillaume, F., Bohrer, G., Nathan, R., Bridle, J. R., Gomulkiewicz, R., Klein, E. K., Ritland, K., Kuparinen, A., Gerber, S., Schueler, S., 2012: Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change, *Ecology Letters*, 15(4): 378-392.
- Lang, G. A., Early, J. D., Martin, G. C., Darnell, R. L., 1987: Endodormancy, paradormancy, and ecodormancy - physiological terminology and classification for dormancy research, *Hortscience*, 22(3): 371-377.
- Langella, O., 2002: Populations 1230 Copyright (C) 1999 Olivier Langella CNRS-UPR9034.
- Laube, J., Sparks, T. H., Estrella, N., Hofler, J., Ankerst, D. P., Menzel, A., 2014: Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development, *Global Change Biology*, 20(1): 170-182.
- Lechowicz, M. J., 1984: Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities, *The American Naturalist*, 124(6): 821-842.
- Lefort, F., Brachet, S., Frascaria-Lacoste, N., Edwards, K. J., Douglas, G. C., 1999: Identification and characterization of microsatellite loci in ash (*Fraxinus excelsior* L.) and their conservation in the olive family (Oleaceae), *Molecular Ecology*, 8(6): 1088-1089.

- Leith, H., 1974: Phenology and seasonal modeling, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 444 str., New York.
- Li, C. C., 1976: First course in population genetics, The Boxwood Press Pacific Grove, 556 str., California, USA.
- Linkosalo, T., Lechowicz, M. J., 2006: Twilight far-red treatment advances leaf bud burst of silver birch (*Betula pendula*), *Tree Physiology*, 26(10): 1249-1256.
- Liu, K. J., Muse, S. V., 2005: PowerMarker: an integrated analysis environment for genetic marker analysis, *Bioinformatics*, 21(9): 2128-2129.
- Lloyd, D. G., Webb, C. J., 1977: Secondary sex characters in plants, *The Botanical Review*, 43(2): 177-216.
- Lobo, A., Hansen, J. K., McKinney, L. V., Nielsen, L. R., Kjær, E. D., 2014: Genetic variation in dieback resistance: growth and survival of *Fraxinus excelsior* under the influence of *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 29(6): 519-526.
- Madera, P., Vukelić, J., Buček, A., Baričević, D., 2008: Floodplain forest plant communities, U: E. Klimo (ur.), *Floodplain forests of the temperate zone of Europe*, 623 str.,
- Magnani, F., Borghetti, M., 1995: Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *fagus sylvatica*, *Plant Cell and Environment*, 18(6): 689-696.
- Mandal, A. K., Gibson, G. L., 2002: *Forest Genetics and Tree Breeding*, CBS Pub, New Delhi, 268 str.,
- Matić, S., Prpić, B., 1983: *Pošumljavanje*, Savez inženjera i tehničara šumarstva i drvne industrije Hrvatske, 79 str., Zagreb.

- McKinney, L. V., Nielsen, L. R., Collinge, D. B., Thomsen, I. M., Hansen, J. K., Kjær, E. D., 2014: The ash dieback crisis: genetic variation in resistance can prove a long-term solution, *Plant Pathology*, 63(3): 485-499.
- McKinney, L. V., Nielsen, L. R., Hansen, J. K., Kjær, E. D., 2011: Presence of natural genetic resistance in *Fraxinus excelsior* (Oleraceae) to *Chalara fraxinea* (Ascomycota): an emerging infectious disease, *Heredity*, 106(5): 788-797.
- McKinney, L. V., Thomsen, I. M., Kjær, E. D., Nielsen, L. R., 2012: Genetic resistance to *Hymenoscyphus pseudoalbidus* limits fungal growth and symptom occurrence in *Fraxinus excelsior*, *Forest Pathology*, 42(1): 69-74.
- Mebrahtu, T., Hanover, J. W., 1989: Heritability and expected gain estimates for traits of black locust in michigan, *Silvae genetica*, 38(3-4): 125-130.
- Menzel, A., 2000: Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996, *International Journal of Biometeorology*, 44(2): 76-81.
- Menzel, A., Fabian, P., 1999: Growing season extended in Europe, *Nature*, 397(6721): 659-659.
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-KÜbler, K., Bissolli, P., BraslavskÁ, O. G., Briede, A., Chmielewski, F. M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatzak, K., MÅGe, F., Mestre, A., Nordli, Ø., PeÑUelas, J., Pirinen, P., RemiŠOvÁ, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A. J. H., Wielgolaski, F.-E., Zach, S., Züst, A. N. A., 2006: European phenological response to climate change matches the warming pattern, *Global Change Biology*, 12(10): 1969-1976.
- Metzger, J. D., 1996: A physiological comparison of vernalization and dormancy chilling requirement, U: G. A. Lang (ur.), *Plant dormancy, physiology, biochemistry and molecular biology*, CAB International, 147-156 str., Wallingford.
- Microsoft Corporation. 2016: Microsoft Excel 2016, Redmond, WA, USA.

- Miller-Rushing, A. J., Lloyd-Evans, T. L., Primack, R. B., Satzinger, P., 2008: Bird migration times, climate change, and changing population sizes, *Global Change Biology*, 14(9): 1959-1972.
- Milotić, M., 2017: Uloga gljive *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya u odumiranju jasena (*Fraxinus* spp.) u Republici Hrvatskoj, Doktorski rad, Sveučilište u Zagrebu, 290 str.
- Morand-Prieur, M. E., Raquin, C., Shykoff, J. A., Frascaria-Lacoste, N., 2003: Males outcompete hermaphrodites for seed siring success in controlled crosses in the polygamous *Fraxinus excelsior* (Oleaceae), *American Journal of Botany*, 90(6): 949-953.
- Morand, M. E., Brachet, S., Rossignol, P., Dufour, J., Frascaria-Lacoste, N., 2002: A generalized heterozygote deficiency assessed with microsatellites in French common ash populations, *Molecular Ecology*, 11(3): 377-385.
- Morin, X., Lechowicz, M. J., Augspurger, C., O'Keefe, J., Viner, D., Chuine, I., 2009: Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century, *Global Change Biology*, 15(4): 961-975.
- Morin, X., Roy, J., Sonie, L., Chuine, I., 2010: Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change, *New Phytologist*, 186(4): 900-910.
- Morren, C., 1849: Principes d'horticulture. Des phénomènes periodiques de la végétation, *Les Annales de la Société royale d'agriculture et de botanique de Gand*, 5: 441-450.
- Morren, C., 1851: Le globe, le temps et la vie or discours sur le phénomènes periodiques auxquels la physiologie de la terra est soumise U: C. Morren (ur.), *Lobelia ou recueil d'observations de botanique*, M. Hayez, imprimeur de l'Académie Royale de Belgique, str., Bruxelles.

- Moser, L., Fonti, P., Büntgen, U., Esper, J., Luterbacher, J., Franzen, J., Frank, D., 2010: Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps, *Tree Physiology*, 30(2): 225-233.
- Munoz, F., Marcais, B., Dufour, J., Dowkiw, A., 2016: Rising out of the ashes: Additive genetic variation for crown and collar resistance to *Hymenoscyphus fraxineus* in *Fraxinus excelsior*, *Phytopathology*, 106(12): 1535-1543.
- Murray, M. B., Cannell, M. G. R., Smith, R. I., 1989: Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming, *Journal of Applied Ecology*, 26(2): 693-700.
- Nakićenović, N., Alcamo, J., Davis, G., De Vries, B., Fenhann, J., Gaffin, S., Gregory, K., Grubler, A., Jung, T. Y., Ram, T. K., La Rovere, E. L., Michaelis, L., Mori, S., Morita, T., Pepper, W., Pitcher, H., Price, L., Raihi, K., Roehrl, A., Rogner, H. H., Sankovski, A., Schlesinger, M., Shukla, P., Smith, S., Swart, R., Van Rooijen, S., Victor, N., Dadi, Z., 2000: Emissions scenarios, A special report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change, C. U. Press, Cambridge, United Kingdom, New York, 27 str.
- Namkoong, G., Kang, H. C., Brouard, J. S., 1988: *Tree Breeding: Principles and Strategies*, Springer-Verlag, 177 str.,
- Nei, M., 1972: Genetic distance between populations, *The American Naturalist*, 106(949): 283-292.
- Nei, M., 1978: Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals, *Genetics*, 89(3): 583-590.
- Nespolo, R. F., Bartheld, J. L., González, A., Bruning, A., Roff, D. A., Bacigalupe, L. D., Gaitán-Espitia, J. D., 2014: The quantitative genetics of physiological and morphological traits in an invasive terrestrial snail: additive vs. non-additive genetic variation, *Functional Ecology*, 28(3): 682-692.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F., van Kleunen, M., 2010:

- Plant phenotypic plasticity in a changing climate, *Trends in Plant Science*, 15(12): 684-692.
- NN 14/14: Zakon o šumskom reprodukcijskom materijalu, Narodne novine.
- NN 56/13: Zakon o šumskom reprodukcijskom materijalu, Narodne novine.
- NN 61/11: Zakon o šumskom reprodukcijskom materijalu, Narodne novine.
- NN 75/09: Zakon o šumskom reprodukcijskom materijalu, Narodne novine.
- NN 115/14: Pravilnik o izmjenama pravilnika o provenijencijama svojti šumskog drveća, Narodne novine.
- Oren, R., Ellsworth, D. S., Johnsen, K. H., Phillips, N., Ewers, B. E., Maier, C., Schafer, K. V. R., McCarthy, H., Hendrey, G., McNulty, S. G., Katul, G. G., 2001: Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂ enriched atmosphere, *Nature*, 411(6836): 469-472.
- Papi, R. M., Spanos, K. A., Kyriakidis, D. A., 2012: Genetic variation of *Fraxinus angustifolia* natural populations in Greece based on nuclear and chloroplast microsatellite markers, *European Journal of Forest Research*, 131(4): 1151-1161.
- Parmesan, C., 2006: Ecological and evolutionary responses to recent climate change, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1): 637-669.
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems, *Nature*, 421(6918): 37-42.
- Peakall, R., Smouse, P. E., 2006: GenAlEx 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research, *Molecular Ecology Notes*, 6(1): 288-295.
- Peakall, R., Smouse, P. E., 2012: GenAlEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update, *Bioinformatics*, 28(19): 2537-2539.

- Penuelas, J., Filella, I., Comas, P., 2002: Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region, *Global Change Biology*, 8(6): 531-544.
- Penzar, I., Penzar, B., 2000: *Agrometeorologija, Školska knjiga*, 228 str., Zagreb.
- Perry, T. O., 1971: Dormancy of trees in winter, *Science*, 171(3966): 29-36.
- Petit, R. J., El Mousadik, A., Pons, O., 1998: Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers, *Conservation Biology*, 12(4): 844-855.
- Pigliucci, M., 2008: Is evolvability evolvable?, *Nat Rev Genet*, 9(1): 75-82.
- Pintar, V., 2017: Seminar iz kolegija Oplemenjivanje šumskog drveća, akad. god. 2016/2017. Šumarski fakultet Zagreb.
- Pinto, C. A., Henriques, M. O., Figueiredo, J. P., David, J. S., Abreu, F. G., Pereira, J. S., Correia, I., David, T. S., 2011: Phenology and growth dynamics in Mediterranean evergreen oaks: Effects of environmental conditions and water relations, *Forest Ecology and Management*, 262(3): 500-508.
- Pliura, A., Baliuckas, V., 2007: Genetic variation in adaptive traits of progenies of Lithuanian and western European populations of *Fraxinus excelsior* L, *Baltic Forestry*, 13(1): 28-38.
- Pliura, A., Kundrotas, V., 2002: Genetic variation in adaptive traits and ecological sensitivity of black alder, *Baltic Forestry*, 8(2): 8-21.
- Polgar, C. A., Primack, R. B., 2011: Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems, *New Phytologist*, 191(4): 926-941.
- Primack, R. B., Higuchi, H., Miller-Rushing, A. J., 2009: The impact of climate change on cherry trees and other species in Japan, *Biological Conservation*, 142(9): 1943-1949.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000: Inference of population structure using multilocus genotype data, *Genetics*, 155(2): 945-959.

- Prpić, B., 1969: Korijenje šumskog drveća, Prilog izučavanju morfologije šumskog drveća srednje Europe (Köstler J. N., Brückner E., Bibelriether H.), Šumarski list, (7-8): 306.
- Prpić, B., 1971: Zakorjenjivanje hrasta lužnjaka, poljskog jasena i crne johe u Posavini, Savjetovanje o Posavini, 347-352 str., Zagreb.
- Prpić, B., Milković, I., 2005: Rasprostranjenost poplavnih šuma u prošlosti i danas, U: J. Vukelić (ur.), Poplavne šume u Hrvatskoj, Akademija šumarskih znanosti, 23-39 str., Zagreb.
- Prpić, B., Seletković, Z., Ivkov, M., 1994: Oštećenost krošanja glavnih vrsta drveća u Hrvatskoj u odnosu na radijalne priraste, Šumarski list, CXVIII: 3-10.
- Rajora, O. P., Mosseler, A., 2001: Molecular markers in sustainable management, conservation, and restoration of forest genetic resources, U: G. Müller-Starck i R. Schubert (ur.), Genetic Response of Forest Systems to Changing Environmental Conditions, Springer Netherlands, 187-202 str., Dordrecht.
- Rambaut, A., 2014: Figtree, a graphical viewer of phylogenetic trees 1.4.2.
- Rauš, Đ., 1974: Šumske fitocenoze i vegetacijska karta šuma jugoistočne Slavonije, Zbornik o stotoj obljetnici znanstvenog i organiziranog pristupa šumarstvu jugoistočne Slavonije, Centar JAZU Vinkovci, 79-114 str., Vinkovci - Slavonski Brod.
- Rauš, Đ., 1975: Vegetacijski i sinekološki odnosi šuma u bazenu Spačva, Glasnik za šumske pokuse, (18): 225-346.
- Ray, D., Morrison, J., Broadmeadow, M., 2010: Climate change: impacts and adaptation in England's woodlands, Forestry Commission Research Note 201, Forestry Commission, Edinburgh, 16 str.
- Raymond, M., Rousset, F., 1995: GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism, Journal of Heredity, 86(3): 248-249.

- Regent, B., 1980: Šumsko sjemenarstvo, Jugoslovenski poljoprivredno-šumarski centar, 201 str.,
- Richardson, A. D., Bailey, A. S., Denny, E. G., Martin, C. W., O'Keefe, J., 2006: Phenology of a northern hardwood forest canopy, *Global Change Biology*, 12(7): 1174-1188.
- Roetzer, T., Wittenzeller, M., Haeckel, H., Nekovar, J., 2000: Phenology in central Europe - differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas, *International Journal of Biometeorology*, 44(2): 60-66.
- Rogers, J. S., 1972: Measures of genetic similarity and genetic distance, *Studies in genetics*, 7(7213): 145-153.
- Rohde, A., Bhalerao, R. P., 2007: Plant dormancy in the perennial context, *Trends in Plant Science*, 12(5): 217-223.
- Rohmeder, E., 1972: Das Saatgut in der Forstwirtschaft, 273 str., Parey.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., Pounds, J. A., 2003: Fingerprints of global warming on wild animals and plants, *Nature*, 421(6918): 57-60.
- Rüdinger, D. M. C., Glaeser, J., Hebel, I., Dounavi, A., 2008: Genetic structures of common ash (*Fraxinus excelsior*) populations in Germany at sites differing in water regimes, *Canadian journal of forest research*, 38(5): 1199-1210.
- Salopek, I., 2007: Različite metode izračuna temperaturnih suma i njihova primjena u poljoprivredi, Sveučilište u Zagrebu, 65 str.
- Sarmiento, G., Monasterio, M., 1983: Life forms and phenology U: F. Bourliere (ur.), *Ecosystems of the World XIII, Tropical Savannas*, Elsevier, 79-108 str., Amsterdam.
- Savill, P. S., Evans, J., Auclair, D., Falck, J., 1997: *Plantation silviculture in Europe*, Oxford [England] New York Oxford University Press, 297 str.,

- Saxe, H., Cannell, M. G. R., Johnsen, Ø., Ryan, M. G., Vourlitis, G., 2001: Tree and forest functioning in response to global warming, *New Phytologist*, 149(3): 369-399.
- Schlötterer, C., Tautz, D., 1992: Slippage synthesis of simple sequence DNA, *Nucleic Acids Research*, 20(2): 211-215.
- Shen, M. G., Piao, S. L., Cong, N., Zhang, G. X., Janssens, I. A., 2015: Precipitation impacts on vegetation spring phenology on the Tibetan Plateau, *Global Change Biology*, 21(10): 3647-3656.
- Slavnić, Ž., 1952: Nizinske šume Vojvodine, *Zbornik matice srpske za prirodne nauke*, 42: 17-38.
- Smith, R., 2011: A study of leaf flushing phenology in *Fraxinus excelsior* (common ash) and its implications for the future of policy creation for forest management. Unpublished undergraduate dissertation, University of Oxford, 38 str.
- Snedecor, G. W., Cochran, W. G., 1967: *Statistical Methods*, Iowa State University Press, 503 str., Iowa.
- Sniegowski, P. D., Murphy, H. A., 2006: Evolvability, *Current Biology*, 16(19): R831-R834.
- Snyder, R. L., 1985: Hand calculating degree days, *Agricultural and Forest Meteorology*, 35(1-4): 353-358.
- Sogaard, G., Johnsen, O., Nilsen, J., Junntila, O., 2008: Climatic control of bud burst in young seedlings of nine provenances of Norway spruce, *Tree Physiology*, 28(2): 311-320.
- StatSoft Inc., 2001: *STATISTICA* (data analysis software system), version 8.0.
- Stener, L. G., 2013: Clonal differences in susceptibility to the dieback of *Fraxinus excelsior* in southern Sweden, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 28(3): 205-216.

- Stewart, D. W., Dwyer, L. M., 1994: Appearance time, expansion rate and expansion duration for leaves of field-grown maize (*Zea mays* L), Canadian Journal of Plant Science, 74(1): 31-36.
- Sultan, S. E., 1995: Phenotypic plasticity and plant adaptation, Acta Botanica Neerlandica, 44(4): 363-383.
- Svenning, J. C., Skov, F., 2007a: Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation?, Ecology Letters, 10(6): 453-460.
- Svenning, J. C., Skov, F., 2007b: Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe, Global Ecology and Biogeography, 16(2): 234-245.
- Swofford, D. L., Olsen, G. J., 1990: Phylogeny reconstruction, U: D. M. Hillis i C. Moritz (ur.), Molecular Systematics, 411-501 str., Massachussets.
- Sykes, M. T., Prentice, I. C., Cramer, W., 1996: A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates, Journal of Biogeography, 23(2): 203-233.
- Šatović, Z., 1999: Genetski biljezi i njihova uporaba u biljnoj genetici, oplemenjivanju i sjemenarstvu, Sjemenarstvo, 16(1-2): 73-95.
- Talbert, C. B., 1984: Quantitative genetics: Why bother?, U: F. Lauren, T. F. Sharon i V. B. Janet (ur.), Handbook of quantitative forest genetics, Kluwer Academic, Vol. 39, 1-26 str.,
- Tamura, F., Tanabe, K., Itai, A., 2002: Regulation of endodormancy in japanese pear, U: International Society for Horticultural Science (ISHS), Leuven, Belgium, 325-336 str.,
- Tapper, P. G., 1996: Long-term patterns of mast fruiting in *Fraxinus Excelsior*, Ecology, 77(8): 2567-2572.

- Temunović, M., 2013: Utjecaj ekoloških čimbenika na genetičku varijabilnost poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl, Oleaceae), Doctoral thesis, Sveučilište u Zagrebu, 110 str.
- Temunović, M., Franjic, J., Satovic, Z., Grgurev, M., Frascaria-Lacoste, N., Fernandez-Manjarres, J. F., 2012: Environmental heterogeneity explains the genetic structure of Continental and Mediterranean populations of *Fraxinus angustifolia* Vahl, PLoS ONE, 7(8).
- Temunović, M., Frascaria-Lacoste, N., Franjić, J., Satovic, Z., Fernández-Manjarrés, J. F., 2013: Identifying refugia from climate change using coupled ecological and genetic data in a transitional Mediterranean-temperate tree species, *Molecular Ecology*, 22(8): 2128-2142.
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., Botham, M. S., Brereton, T. M., Bright, P. W., Carvalho, L., Clutton-Brock, T. I. M., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J. M., Harrington, R., Johns, D., Jones, I. D., Jones, J. T., Leech, D. I., Roy, D. B., Scott, W. A., Smith, M., Smithers, R. J., Winfield, I. J., Wanless, S., 2010: Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments, *Global Change Biology*, 16(12): 3304-3313.
- Thomasset, M., Fernández-Manjarrés, J. F., Douglas, G. C., Bertolino, P., Frascaria-Lacoste, N., Hodkinson, T. R., 2013: Assignment testing reveals multiple introduced source populations including potential ash hybrids (*Fraxinus excelsior* × *F. angustifolia*) in Ireland, *European Journal of Forest Research*, 132(2): 195-209.
- Timmermann, V., Børja, I., Hietala, A. M., Kirisits, T., Solheim, H., 2011: Ash dieback: pathogen spread and diurnal patterns of ascospore dispersal, with special emphasis on Norway, *EPPO Bulletin*, 41(1): 14-20.
- Tutin, T., 1972: *Flora Europaea*. Volume 3, Diapensiaceae to Myoporaceae, Cambridge University Press, 370 str.,

- Vahl, M., 1804: Enumeratio plantarum [...] Volumen I, Hauniae : Typis N. Mölleri et Filii, Aulæ Regiæ et Universitatis Typographorum. Impensis Auctoris, str.,
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M., Shipley, P., 2004: Micro-checker: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data, *Molecular Ecology Notes*, 4(3): 535-538.
- van Vliet, A. J. H., 2010: Societal adaptation Options to Changes in Phenology, U: I. L. Hudson i M. R. Keatley (ur.), *Phenological research: Methods for environmental and climate change analysis*, Springer Netherlands, 75-98 str., Dordrecht.
- Vegis, A., 1964: Dormancy in higher plants, *Annual Review of Plant Physiology*, 15(1): 185-224.
- Vidaković, M., 1963: Sjemenska plantaža poljskog jasena *Fraxinus angustifolia* Vahl. u Lipovljanima, *Topola*, 31-33: 34-39.
- Vidaković, M., 1996: Podizanje klonske sjemenske plantaže hrasta lužnjaka, U: D. Klepac (ur.), *Hrast lužnjak (Quercus robur L.) u Hrvatskoj*, HAZU, Centar za znanstveni rad Vinkovci i "Hrvatske šume" d.o.o., 127-138 str., Vinkovci - Zagreb.
- Vidaković, M., Kajba, D., Bogdan, S., Podnar, V., Bećarević, J., 2000: Estimation of genetic gain in a progeny trial of pedunculate oak (*Quercus robur* L.), *Glasnik za šumske pokuse*, (37): 375-381.
- Viljevac, M., 2012: Genetska varijabilnost višnje (*Prunus cerasus* L.) i fotosintetska učinkovitost u uvjetima suše, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, 149 str.
- Visser, M. E., Caro, S. P., van Oers, K., Schaper, S. V., Helm, B., 2010: Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: towards a unified framework, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555): 3113-3127.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrêne, E., Pontailleur, J. Y., Louvet, J. M., Kremer, A., Michalet, R., 2009: Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species

- populations exhibit similar responses?, *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(5): 735-744.
- von Wuehlisch, G., Krusche, D., Muhs, H. J., 1995: Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances, *Silvae genetica*, 44(5-6): 343-346.
- Vukelić, J., 2012: Šumska vegetacija Hrvatske, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Državni zavod za zaštitu prirode, 398 str., Zagreb.
- Vukelić, J., Baričević, D., 2004: The association of spreading elm and Narrow-leaved ash (*Fraxino-ulmetum laevis* Slav. 1952) in floodplain forests of Podravina and Podunavlje, *Hacquetia*, 3(1): 49-60.
- Wallander, E., 2008: Systematics of *Fraxinus* (Oleaceae) and evolution of dioecy, *Plant Systematics and Evolution*, 273(1): 25-49.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002: Ecological responses to recent climate change, *Nature*, 416(6879): 389-395.
- Wang, J., Ives, N. E., Lechowicz, M. J., 1992: The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees, *Functional Ecology*, 6(4): 469-475.
- Wareing, P. F., 1956: Photoperiodism in woody plants, *Annual Review of Plant Physiology*, 7(1): 191-214.
- Waser, N. M., 1984: Sex Ratio Variation in Populations of a Dioecious Desert Perennial, *Simmondsia Chinensis*, *Oikos*, 42(3): 343-348.
- Weir, B. S., 1996: Genetic data analysis II: Methods for discrete population genetic data, Sinauer Associates Inc., str.,
- Wilczek, A. M., Burghardt, L. T., Cobb, A. R., Cooper, M. D., Welch, S. M., Schmitt, J., 2010: Genetic and physiological bases for phenological responses to current and

- predicted climates, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555): 3129-3147.
- Wilson, A. J., 2008: Why h^2 does not always equal V_A/V_P ?, *Journal of Evolutionary Biology*, 21(3): 647-650.
- Wright, S., 1921: Systems of mating. V. General considerations, *Genetics*, 6(2): 167-178.
- Wright, S., 1949: The genetical structure of populations, *Annals of Human Genetics*, 15(1): 323-354.
- Yuan, W. P., Liu, S., Zhou, G. S., Zhou, G. Y., Tieszen, L. L., Baldocchi, D., Bernhofer, C., Gholz, H., Goldstein, A. H., Goulden, M. L., Hollinger, D. Y., Hu, Y., Law, B. E., Stoy, P. C., Vesala, T., Wofsy, S. C., Ameri Flux, C., 2007: Deriving a light use efficiency model from eddy covariance flux data for predicting daily gross primary production across biomes, *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(3-4): 189-207.
- Zeppel, M. J. B., Wilks, J. V., Lewis, J. D., 2014: Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants, *Biogeosciences*, 11(11): 3083-3093.
- Zhang, X., Friedl, M. A., Schaaf, C. B., 2006: Global vegetation phenology from Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS): Evaluation of global patterns and comparison with in situ measurements, *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 111(G4).
- Zhao, X., Shi, C., He, B., Ran, W., Cai, Y., 2013: Spring phenological characteristics and phenophase classification of landscape greening tree species in Chongming Island of Shanghai, *Chinese Journal of Ecology*, 32(9): 2275-2280.

7. POPIS SLIKA

Slika 1. Rasprostranjenost poljskog jasena (izvor: Fraxigen 2005)	3
Slika 2. Uzgojni oblik poljskog jasena u klonskim sjemenskim plantažama (Kajba i sur. 2007).....	17
Slika 3. Shematski prikaz slijeda individualne i masovne selekcije (Pintar 2017)	18
Slika 4. Karta sjemenske razdjelbe šuma poljskog jasena u Hrvatskoj (izvor: NN)	20
Slika 5. Lokacija klonske sjemenske plantaže poljskog jasena u Čazmi	41
Slika 6. Detalj klonske sjemenske plantaže poljskog jasena u Čazmi.....	42
Slika 7. Geografski razmještaj selekcioniranih plus stabala u sjemenskoj regiji gornja Posavina, srednja Hrvatska i Pokuplje.....	42
Slika 8. Klimadijagram prema H. Walteru za istraživano područje klonske sjemenske plantaže u Čazmi (izvor: DHMZ).....	43
Slika 9. Pregled apsolutnih maksimalnih i apsolutnih minimalnih vrijednosti temperatura (1981-2015) za meteorološku postaju Čazma (izvor: DHMZ)	43
Slika 10. Shema fenoloških opažanja u KSP Čazma	45
Slika 11. Lokacija klonske sjemenske plantaže poljskog jasena u Novoj Gradišci	46
Slika 12. Detalj klonske sjemenske plantaže poljskog jasena u Novoj Gradišci.....	47
Slika 13. Geografski razmještaj selekcioniranih plus stabala u sjemenskoj regiji donja Posavina	47
Slika 14. Klimadijagram prema H. Walteru za istraživano područje klonske sjemenske plantaže u Novoj Gradišci (izvor: DHMZ).....	48
Slika 15. Pregled apsolutnih maksimalnih i apsolutnih minimalnih vrijednosti temperatura (2004-2015) za meteorološku postaju Gorice (izvor: DHMZ)	48
Slika 16. Shema fenoloških opažanja u KSP Nova Gradiška.....	50
Slika 17. Prikupljanje biljnog materijala iz klonskih sjemenskih plantaža	51
Slika 18. Fenološke faze listanja (modificirano prema Bogdan 2006).....	62
Slika 19. Razvojne faze muškog cvata	63
Slika 20. Razvojne faze hermafroditnog cvata.....	63
Slika 21. Rezultati analize glavnih koordinata	70
Slika 22. Nezakorijenjeno stablo po metodi susjednog sparivanja (Neighbor-joining)	71
Slika 23. Grafički prikaz mogućih skupina nakon Bayesovske analize	73
Slika 24. Struktura istraživanih klonova na osnovu Bayesovske analize u programu STRUCTURE za dva skupa (K), gdje stupci u bojama odgovaraju postotcima genoma (Q) jedinki koje potječu iz određene sjemenske regije.....	74
Slika 25. Udio varijance okoliša ($\sigma E2$) i genotipske varijance ($\sigma G2$) (KSP Čazma / 2014. god.).....	76
Slika 26. Trend odnosa genotipske varijance ($\sigma G2$) i varijance okoliša ($\sigma E2$) za 2014. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana polinomom).....	76
Slika 27. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu ($H2$) za 2014. godinu.....	76

Slika 28. Udio varijance okoliša ($\sigma E2$) i genotipske varijance ($\sigma G2$) (KSP Čazma / 2015. god.).....	77
Slika 29. Trend odnosa genotipske varijance ($\sigma G2$) i varijance okoliša ($\sigma E2$) za 2015. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom).....	78
Slika 30. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu ($H2$) za 2015. godinu.....	78
Slika 31. Udio varijance okoliša ($\sigma E2$) i genotipske varijance ($\sigma G2$) (KSP Čazma / 2016. god.).....	79
Slika 32. Trend odnosa genotipske varijance ($\sigma G2$) i varijance okoliša ($\sigma E2$) za 2016. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom).....	80
Slika 33. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu ($H2$) za 2016. godinu.....	80
Slika 34. Udio varijance okoliša ($\sigma E2$) i genotipske varijance ($\sigma G2$) (KSP Nova Gradiška / 2014. god.).....	82
Slika 35. Trend odnosa genotipske varijance ($\sigma G2$) i varijance okoliša ($\sigma E2$) za 2014. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom).....	82
Slika 36. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu ($H2$) za 2014. godinu.....	82
Slika 37. Udio varijance okoliša ($\sigma E2$) i genotipske varijance ($\sigma G2$) (KSP Nova Gradiška / 2015. god.).....	83
Slika 38. Trend odnosa genotipske varijance ($\sigma G2$) i varijance okoliša ($\sigma E2$) za 2015. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom).....	84
Slika 39. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu ($H2$) za 2015. godinu.....	84
Slika 40. Udio varijance okoliša ($\sigma E2$) i genotipske varijance ($\sigma G2$) (KSP Nova Gradiška / 2016. god.).....	85
Slika 41. Trend odnosa genotipske varijance ($\sigma G2$) i varijance okoliša ($\sigma E2$) za 2016. godinu (genotipska varijanca prikazana histogramom, varijanca okoliša prikazana poligonom).....	86
Slika 42. Trend vrijednosti nasljednosti u širem smislu ($H2$) za 2016. godinu.....	86
Slika 43. Vrijednosti varijanci okoliša ($\sigma E2$) u odnosu na starost plantaža	87
Slika 44. Vrijednosti genotipskih varijanci ($\sigma G2$) u odnosu na starost plantaža	87
Slika 45. Vrijednosti nasljednosti u širem smislu ($H2$) u odnosu na starost plantaža	88
Slika 46. Vrijednosti adaptacijske prilagodbe (E) u odnosu na godine fenoloških motrenja.....	88
Slika 47. Ekotipske fenoforme poljskog jasena u KSP Čazma	90
Slika 48. Udio ranih i kasnih ekotipskih formi u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma	91
Slika 49. Ekotipske fenoforme poljskog jasena u KSP Nova Gradiška	91
Slika 50. Udio ranih i kasnih ekotipskih formi u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška	92
Slika 51. Udio ranih i kasnih ekotipskih formi u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška	93
Slika 52. Udio ranih ekotipskih formi u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška ..	93
Slika 53. Udio kasnih ekotipskih formi u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška	93

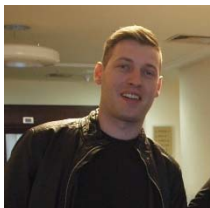
Slika 54. Prosječni koeficijenti unutarklonske varijabilnosti (CV %) za promatrano svojstvo početka listanja kroz sve tri istraživane godine u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma.....	94
Slika 55. Vrijednosti unutarklonske varijabilnosti (CV %) u klonskim sjemenskim plantažama Čazma i Nova Gradiška.....	95
Slika 56. Prosječni koeficijenti unutarklonske varijabilnosti (CV %) za promatrano svojstvo početka listanja kroz sve tri istraživane godine u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška.....	96
Slika 57. Srednje vrijednosti svih istraživanih klimatoloških varijabli sumarno za obje klonske sjemenske plantaže.....	107
Slika 58. Prikaz muških cvatova u klonskim sjemenskim plantažama.....	108
Slika 59. Prikaz hermafroditnih cvatova u klonskim sjemenskim plantažama.....	109
Slika 60. KSP Čazma - broj klonova koji su cvjetali.....	111
Slika 61. KSP Čazma - Udio rameta koje su cvjetale (%).....	111
Slika 62. KSP Čazma - Kontinuitet cvjetanja (%).....	111
Slika 63. KSP Nova Gradiška - broj klonova koji su cvjetali.....	112
Slika 64. KSP Nova Gradiška - Udio rameta koje su cvjetale (%).....	112
Slika 65. KSP Nova Gradiška - Kontinuitet cvjetanja (%).....	112
Slika 66. Omjer spolnosti u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma u 2016. godini.....	116
Slika 67. Omjer spolnosti u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma u 2017. godini.....	116
Slika 68. Omjer spolnosti u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška u 2015. godini.....	118
Slika 69. Omjer spolnosti u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška u 2016. godini.....	118
Slika 70. Omjer spolnosti u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška u 2017. godini.....	118

8. POPIS TABLICA

Tablica 1. Razdjelba sjemenskih jedinica poljskog jasena u Hrvatskoj (izvor: NN)	20
Tablica 2. Podatci o selekcioniranim plus stablima UŠP Bjelovar	44
Tablica 3. Podatci o selekcioniranim plus stablima UŠP Nova Gradiška	49
Tablica 4. Svojstva osam mikrosatelitnih lokusa analiziranih u dvije klonske sjemenske plantaže poljskog jasena	68
Tablica 5. Mikrosatelitna raznolikost sjemenskih regija poljskog jasena	69
Tablica 6. Procjena učestalosti nul-alela (f_{null}) po lokusima i sjemenskim regijama.....	70
Tablica 7. Analiza molekularne varijance unutar i između dviju sjemenskih regija.....	72
Tablica 8. Struktura istraživanih klonova na temelju Bayesovske analize. Prosječna posteriorna vjerojatnost podataka [$\ln P(X K)$], standardna devijacija, te vrijednost ΔK za različite hipoteze o broju izvornih populacija	73
Tablica 9. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H2) za fenološko svojstvo listanja 2014. godine.....	75
Tablica 10. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H2) za fenološko svojstvo listanja 2015. godine.....	77
Tablica 11. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H2) za fenološko svojstvo listanja 2016. godine.....	79
Tablica 12. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H2) za fenološko svojstvo listanja 2014. godine.....	81
Tablica 13. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H2) za fenološko svojstvo listanja 2015. godine.....	83
Tablica 14. Vrijednosti komponenti varijanci i nasljednosti u širem smislu (H2) za fenološko svojstvo listanja 2016. godine.....	85
Tablica 15. Vrijednosti adaptacijske prilagodbe u odnosu na starost klonskih sjemenskih plantaža....	88
Tablica 16. Srednje vrijednosti nastupanja fenoloških faza listanja, te duljina razvoja lisne površine.	89
Tablica 17. Razlike u početku listanja između ranolistajućih i kasnolistajućih formi	89
Tablica 18. Pripadnost klonova ekotipskim fenoformama u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma.....	91
Tablica 19. Pripadnost klonova ekotipskim fenoformama u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška	92
Tablica 20. Analiza varijance istraživanih ekotipskih formi.....	92
Tablica 21. Analiza varijance istraživanih genotipova.....	94
Tablica 22. Prosječne GDD vrijednosti s obzirom na različite temperaturne pragove u KSP Čazma ..	97
Tablica 23. Korelacijski odnosi početka listanja s različitim GDD vrijednostima s obzirom na različite temperaturne pragove u KSP Čazma.....	98

Tablica 24. Prosječne GDD vrijednosti s obzirom na različite temperaturne pragove u KSP Nova Gradiška	99
Tablica 25. Korelacijski odnosi početka listanja s različitim GDD vrijednostima s obzirom na različite temperaturne pragove u KSP Nova Gradiška.....	100
Tablica 26. Korelacijski odnosi početka listanja s različitim vrijednostima srednjih pozitivnih temperatura iznad 0 °C	101
Tablica 27. Korelacijski odnosi početka listanja s različitim vrijednostima srednjih pozitivnih temperatura iznad 5 °C	101
Tablica 28. Vrijednosti negativnih temperaturnih jedinica po modelu DMCP za KSP Čazma i Nova Gradiška	102
Tablica 29. Analiza varijance za negativne temperaturne jedinice po DMCP modelu.....	102
Tablica 30. Vrijednosti korelacijskih koeficijenata i temperaturnih suma manjih od 5 °C i 0 °C (od 1. siječnja) za početak listanja u KSP Čazma.....	103
Tablica 31. Vrijednosti korelacijskih koeficijenata i temperaturnih suma manjih od 5 °C i 0 °C (od 1. siječnja) za početak listanja u KSP Nova Gradiška.....	103
Tablica 32. Vrijednosti korelacijskih koeficijenata i temperaturnih suma tri različita temperaturna intervala (od 1. siječnja) u odnosu na početak listanja u KSP Čazma.....	104
Tablica 33. Vrijednosti korelacijskih koeficijenata i temperaturnih suma tri različita temperaturna intervala (od 1. siječnja) u odnosu na početak listanja u KSP Nova Gradiška.....	104
Tablica 34. Korelacijski odnosi varijabli oborina i varijable početka listanja	105
Tablica 35. Korelacijski odnosi varijabli dnevnog isijavanja sunca i varijable početka listanja.....	106
Tablica 36. Spolnost poljskog jasena (<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl) u klonskoj sjemenskoj plantaži Čazma.....	115
Tablica 37. Spolnost poljskog jasena (<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl) u klonskoj sjemenskoj plantaži Nova Gradiška.....	117

9. ŽIVOTOPIS



Ivan Andrić rođen je 7. travnja 1986. godine u Novom Sadu. Osnovno školsko obrazovanje započeo u Indiji, a završio u Daruvaru. Srednju Šumarsku školu završava u Virovitici. Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu upisao je 2005. godine. Akademske godine 2009/2010 dobitnik je nagrade za darovite studente „Dušan Klepac“ na Šumarskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu. Diplomski rad pod naslovom „*Struktura i prirodno pomlađivanje nizinskih šuma na području Lipovljana*“ odbranio je 2010. godine čime stiče titulu magistar inženjer šumarstva.

U akademskoj godini 2011/2012 i 2014/2015 zapošljava se na Šumarskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu u svojstvu asistenta na određeno vrijeme (zamjena za porodiljni dopust). Kao vanjski suradnik 2014. godine sudjeluje na Europskom IPA prekograničnom projektu BioHeatLocal (Hrvatska-Slovenija). Godine 2015. nastavlja rad na Šumarskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu na radnom mjestu znanstvenog suradnika na projektu Hrvatske zaklade za znanost (HRZZ) pod naslovom „*Uloga biotičkih čimbenika na vitalnost poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u poplavnim šumama Hrvatske*“ [FRAXINPRO], gdje ujedno iste godine upisuje poslijediplomski doktorski studij Šumarstvo i drvena tehnologija. Kao suradnik sudjeluje na četiri projekta financirana od strane Sveučilišta u Zagrebu (2014., 2015., 2016. i 2017. godine) tematski vezanih za populacijsku strukturu, te kemijski sastav plodova oskoruše (*Sorbus domestica* L.)

Tijekom dokorskog studija sudjelovao na tri trening škole: *Identification and Molecular Detection of Invasive Alien Species (IAS) in Forest Ecosystems* (Sekocin Stary, Poljska, 2014.), *The Workshop on Forest Genetic Monitoring* (Thessaloniki, Grčka, 2015.), *Genetic diversity of marginal tree populations: from genomics to phenotypic variation* (Andrevlje, Srbija, 2016) i *Non-native Tree Species for European Forests – Experiences, Risks and Opportunities* (Zagreb – Zalesina, Hrvatska, 2016.). U sklopu Europskog projekta Trees4Future (EP7) 2015. godine provodi molekularna istraživanja genetičke strukture klonskih sjemenskih plantaža poljskog jasena na Federalnom institutu za šumarstvo u Beču (BFW – Department of Genetics Molecular Laboratory).

U svom znanstveno istraživačkom radu bavi se šumarskom genetikom, oplemenjivanjem šumskog drveća, te očuvanjem genetske raznolikosti šumskog drveća. U autorstvu i koautorstvu objavio je ukupno 13 znanstvenih i stručnih radova.

Popis javno objavljenih radova:

a) Znanstveni radovi

1. Andrić, I., Kajba, D., 2017: The impact of environmental drivers on narrow-leaved ash (*Fraxinus angustifolia* Vahl) budburst dates. *Šumarski list CXXXXXI* (2017), 1-2; 7-13.
2. Diminić, D., Kajba, D., Milotić, M., Andrić, I., Kranjec, J., 2017: Susceptibility of *Fraxinus angustifolia* clones to *Hymenoscyphus fraxineus* in lowland Croatia. *Baltic Forestry* 23 (2017), 1; 233-243.
3. Andrić, I., Poljak, I., Milotić, M., Idžojić, M., Kajba, D., 2016: Fenološka svojstva listanja poljskog jasena (*Fraxinus angustifolia* Vahl) u klonskoj sjemenskoj plantaži. *Šumarski list CXXXXX* (2016), 3-4; 117-126.
4. Kajba, D., Andrić, I., 2014: Selection of Willows (*Salix* sp.) for Biomass Production. *SEEFOR* 5 (2014), 2; 145-151.
5. Kajba, D., Andrić, I., 2012: Procjena genetske dobiti, produktivnosti i fenotipske stabilnosti klonova topola na području istočne Hrvatske. *Šumarski list CXXXVI* (2012), 5-6; 235-243.

b) Ostali radovi

1. Kajba, D., Andrić, I., 2015: Forest Reproductive Material and Conservation of Forest Genetic Resources in Croatia. *Open Journal of Forestry* 5; 117-128.

c) Znanstveni radovi u zbornicima skupova s međunarodnom recenzijom

1. Potočić, N., Kajba, D., Anić, I., Mikac, S., Andrić, I., 2014: Nutritional status and stress tolerance index in effective selection of poplar clones. *Proceedings Natural resources green technology and sustainable development* (Urednici: Ivana Redovniković Radojčić, Tamara Jakovljević, Jasna Halambek, Mladen Vuković, Dina Hendrich Erdec). 26-28 studenog 2014., Zagreb, Croatia, str. 204-210.

d) Radovi u zbornicima skupova bez recenzije

1. Andrić, I., Kajba, D., 2015: Leaf unfolding variability in clonal seed orchard of *Fraxinus angustifolia* Vahl. European Forest Research and Innovation, The final EUFORINNO conference, 31. kolovoz – 4. rujna 2015., Rogla, Slovenia, str. 47.

e) Sažeci u zbornicima skupova

1. Andrić, I., Kajba, D., 2016: The impact of environmental drivers on *Fraxinus angustifolia* budburst dates. *Natural resources green technology & sustainable development*. IUFRO, 26-28 studenog 2016., Zagreb, Croatia, str. 127.
2. Kajba, D., Andrić, I., 2016: Selection of White Willow (*Salix alba* L.) and Chinese Willow (*Salix matsudana* Koidz.) for biomass production. *Poplars and Other Fast-Growing Trees – Renewable Resources for Future Green Economics*. FAO, 13-16 rujna 2016., Berlin, Njemačka, str. 44.
3. Kajba, D., Ballian, D., Idžojtić, M., Poljak, I., Andrić, I., 2016: Morphological variability of hairy and typical European Black Poplar (*Populus nigra* L.). *Poplars and Other Fast-Growing Trees – Renewable Resources for Future Green Economics*. FAO, 13-16 rujna 2016., Berlin, Njemačka, str. 18.
4. Kajba, D., Andrić, I., 2014: Selection of Willows (*Salix* sp.) for Biomass Production. *Natural resources green technology & sustainable development*. IUFRO, 26-28 studenog 2014., Zagreb, Croatia, str. 144.

f) Neobjavljena sudjelovanja na skupovima

1. Diminić, D., Kajba, D., Milotić, M., Andrić, I., Kranjec, J., 2016: Susceptibility of *Fraxinus angustifolia* Clones to *Hymenoscyphus fraxineus* in Lowland Croatia. COST FRAXBACK Final Conference, 29-31 ožujka 2016., Riga, Latvija.

10. CURRICULUM VITAE

Ivan Andrić was born on 7 April 1986 in Novi Sad. He started elementary school in Inđija and finished it in Daruvar. He graduated from the High School of Forestry in Virovitica. In 2005, he enrolled at the Faculty of Forestry of the University of Zagreb. In the 2009/2010 academic year, he received the “Dušan Klepac” award for talented students at the Faculty of Forestry of the University of Zagreb. In 2010, he defended his master’s thesis entitled “*The structure and natural regeneration of lowland forests near Lipovljani*”, which advanced him the title of Master of Forest Engineering.

In the academic years of 2011/2012 and 2014/2015, he was hired on a fixed term contract at the Faculty of Forestry of the University of Zagreb as an assistant (as replacement for a maternity leave). In 2014, he participated as an external associate in the EU IPA Cross-border Cooperation project BioHeatLocal (Croatia-Slovenia). In 2015, he continued working at the Faculty of Forestry of the University of Zagreb as an assistant researcher on a Croatian Science Foundation (CSF) project entitled “*The role of biotic agents on vitality of narrow-leaved ash (*Fraxinus angustifolia* Vahl.) in Croatian floodplain forests*” [FRAXINPRO], where he also enrolled in a postgraduate university doctoral study programme of Forestry and Wood Technology in the same year. As an assistant researcher, he participated in four projects funded by the University of Zagreb (in 2014, 2015, 2016 and 2017) concerning the population structure and chemical composition of service tree fruit (*Sorbus domestica* L.).

During his doctoral studies, he participated in three training schools: *Identification and Molecular Detection of Invasive Alien Species (IAS) in Forest Ecosystems* (Sekocin Stary, Poland, 2014), *The Workshop on Forest Genetic Monitoring* (Thessaloniki, Greece, 2015), *Genetic diversity of marginal tree populations: from genomics to phenotypic variation* (Andrievlje, Serbia, 2016), and *Non-native Tree Species for European Forests – Experiences, Risks and Opportunities* (Zagreb – Zalesina, Croatia, 2016). In 2015, he conducted molecular research on the genetic structure of clonal seed orchards of the narrow-leaved ash at the Austrian Federal Office and Research Centre for Forests (BFW – Department of Genetics Molecular Laboratory), as part of the European Trees4Future (EP7) project.

His areas of scientific research include forestry genetics, forest tree breeding, and conservation of forest genetic resources. He has published a total of 13 scientific and professional papers as author and co-author.