

FENOTIPSKI I GENOTIPSKI ODGOVOR ŠUMSKOG DRVEĆA NA SUŠNI STRES

Ljubić, Karla

Undergraduate thesis / Završni rad

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://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:108:555301>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-19**



Repository / Repozitorij:

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



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

ŠUMARSKI FAKULTET

ŠUMARSKI ODSJEK

PREDDIPLOMSKI STUDIJ

URBANO ŠUMARSTVO, ZAŠTITA PRIRODE I OKOLIŠA

KARLA LJUBIĆ

**FENOTIPSKI I GENOTIPSKI ODGOVOR ŠUMSKOG DRVEĆA NA
SUŠNI STRES**

ZAVRŠNI RAD

ZAGREB, (09.,2018.)

PODACI O ZAVRŠNOM RADU

Zavod:	Zavod za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku
Predmet:	Genetika s oplemenjivanjem drveća I grmlja
Mentor:	Izv. Prof. dr. sc. Saša Bogdan
Asistent - znanstveni novak:	
Student (-ica):	Karla Ljubić
JMBAG:	0068222571
Akad. godina:	2017./2018.
Mjesto, datum obrane:	Zagreb,
Sadržaj rada:	Slika: 5 Tablica: 0 Navoda literature:
Sažetak:	Usljed promjene klime šumsko drveće biva podvrgnuto raznim stresnim čimbenicima. Jedan od njih je i suša koja je važan čimbenik toga tipa. Brojna istraživanja nastoje pronaći rješenje kako bi se šumsko drveće prilagodilo novonastalim klimatskim prilikama. U radu ću se bazirati na dosadašnje spoznaje o reakcijama šumskog drveća na sušni stres, kako na genotipskoj tako i na fentotipskoj razini.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	1
2. RAZRADA.....	3
3. ZAKLJUČAK.....	14
4. LITERATURA.....	15

1. UVOD

Klimatske promjene su očigledne na globalnoj razini. One su posljedica utjecaja toplinskog zračenja Sunca na atmosferu zbog sve veće koncentracije stakleničkih plinova. Prisutno je zagrijavanje Zemljine površine i atmosfere koje dovodi do različitih promjena u vremenskim prilikama koje postaju sve ekstremnije. Povećanjem prosječne temperature na planetu predstavlja problem za okoliš i njegove sastavnice. Mnogim istraživanjima o klimatskim promjenama dokazano je da bi problemi koji su nastali zbog ekstremnih vremenskih pojava u budućnosti mogli postati još i veći. Povišenje temperature i manjak vlage u zraku uzrokuju sve veće probleme sa sušom koja postaje sve učestalija i vremenski duža. Zbog suše dolazi do novog raspodjele vegetacije u prostoru i mogućeg pomicanja klimatsko-vegetacijskih pojasa prema gore.

Prilagodba na nedostatak vode bio je prvi izazov u evoluciji fotosintetskih organizama s kojima su se morali suočiti. Evolucijom šumske vegetacije vidljive su specifične prilagodbe na sušne uvjete. Dvije najvažnije karakteristike koje su utjecale na prilagodbu stabala na sušu su transport vode u biljci i održavanje tkiva i organa funkcionalnim.

Posljednjih desetljeća, razumijevanje osnovnih procesa kojima biljka odgovara na sušu na molekularnoj razini i razini cijele biljke naglo je poraslo. Posebno je posvećena pažnja percipiranju i signaliziranju nedostatka vode. Saznanje o procesima je ključno za cjelokupno razumijevanje otpornosti biljke na stres. Identificirano je stotinu gena koji se aktiviraju s prisustvom suše koristeći se raznim metodama i alatima. Proučavanjem tih gena pokušava se saznati kako oni utječu na odgovaranje biljke na nedostatak vode.

Mnoge vrste već su prilagođene na sušu samom svojom fizionomijom kako bi smanjile i zadržale količinu vode dovoljnu za optimalan rast i razvoj. Genotip predstavlja sveukupnost gena nekog organizma. Neki dijelovi genoma aktiviraju se prisustvom sušnog stresa. Odgovori na sušni stres mogu biti trenutne promjene na biljci kao na primjer mehanizmi na listu koji smanjuju upijanje sunčeve svjetlosti. Istraživanja o odgovorima biljke na sušni stres i nedostatak vode postaju se važniji. Scenariji većine istraživanja o klimatskim promjenama predviđaju promjene vegetacije na mnogim područjima. Razlog tome je povećanje temperature i sunčeve radijacije što predstavlja najveća okolišna ograničenja za opstanak biljka.

Šumske vrste se smatraju jednom od najvažnijih dugovječnih organizama. U carstvu Plantae šumske vrste imaju veliki raspon prilagodljivosti na izazove. Sredinom devona (od prije 416 milijuna do prije 359.2 milijuna godina) pojavljuju se prve prave stablašice koje dobivaju vodu koristeći korijenje a ne kroz površinu lista. Od tada održavanje vode postaje jedan od glavnih izazova biljnih organizama. Takva prilagodba dovela je do oblikovanja šumskih ekosustava. To su prepoznali prirodoslovci 19. stoljeća poput Aleksandar von Humbolta.

Povezanost između funkcije i strukture lista i morfologije korijena s njegovom tolerancijom na stres veoma je važna za razumijevanje kompeticijske sposobnosti biljaka da prežive u različitim stresnim okruženjima.

2. RAZRADA

Mehanizmi ekofiziološkog odgovora na sušu šumskih vrsta

Voda je jedan od glavnih okolišnih čimbenika koji uvjetuje segregaciju različitih vrsta u različite biome prema rasponu dostupne količine vlažnosti. Šumski ekosustav odražava različite strategije i osjetljivost na prisutnost sušnog stresa. Vidljiv i u ekosustavima poput tropskih kišnih šuma ili umjerenim šumama koje karakterizira velika količina oborina i visok stupanj vlažnosti unutar vegetacijske sezone. No, raspoloživost vode može oblikovati strukturu i funkciju šumske zajednice kroz dugo razdoblje gdje su moguća rijetka ali intenzivna sušna razdoblja.

Prilagodbe šumskog drveća na ekstremne uvjete utvrđuje granice između njihovog preživljavanja i smrt stoga one moraju prilagoditi svoju morfološku i funkcionalnu građu kao odgovor na sušu. Neke od prilagodba je ulaganje rezervnih tvari u različite biljne organe, razvoj učinkovitih hidrauličkih sustava od korijenja do lišća i učinkovitost upravljanja vodnim gubitcima te proizvodnja lisnog tkiva s visokim stupnjem tolerancije na dehidraciju.

Promjene ulaganja rezervnih tvari

Drveće i grmlje imaju potencijal za razvoj dubljih korjenskih sustava od trava, iako je dubina na kojoj dolazi do apsorpcije vode varira među vrstama i samog staništa. Ulaganje velikih iznosa rezervnih tvari u razvoj velikih i dubokih korjenskih sustava može se smatrati ključnim za stabla u vodom ograničenim staništima. Veće ulaganje u organe ispod površine mogu dovesti do veće prilagodljivosti na sušno stanište. Međutim, ulaganje u korijen može uvjetovati rast i razvoj izbojaka. Potrebno je napraviti kompromis između rasta i preživljavanja u sušnim područjima poput Mediterana. Veliki korijenov sustav nije garancija za opstanak stabala u ekstremnim uvjetima nedostatka vode. Suša tla izaziva gubitak hidrauličke vodljivosti korijena što može dovesti do promjena u samoj anatomiji korijena, kavitaciji korijenovog ksilema i promjenu djelovanju aquaporina.

Što se tiče prilagodbe korijena biljke, na njemu je moguće skladištenje vode promjenom namjene nekih stanića u njemu. Takav princip prilagodbe može se smatrati recikliranim procesom unutar same biljke. Moguće je odbacivanje lišća kao odgovor na sušu. Na takav način neke vrste u pustinji udvostručuju životni vijek preostalog lišća. Time biljka koristi više hranjivih tvari za svoj opstanak nego za stvaranje nove lisne površine. Takvi

"dugovječni listovi" imaju različite zaštitne mehanizme, sklerofilnost lišća ili biokemijske mehanizme. Sklerofilni list odnosi se na mali i mesnati list s malom, specifičnom lisnom površinom i malim udjelom dušika.

Tolerancija na niski vodni potencijal tkiva povezan je s osmotskom prilagodbom u koju se uključuju manje stanice i deblje stanične stijenke. Zimzelene biljke u suhim i polusuhim područjima imaju više otopljenih tvari u stanici tj. niži osmotski tlak.

Za preživljavanje sušnih razdoblja neke biljke razvile su djelomičnu dormantnost. Takav primjer vidljiv je kod biljke *Retama raetam*. Njezina dormantnost je u prestanku kodiranja gena koji stvaraju fotosintetske proteine. Drugim riječima, biljka prekida ili usporava svoj rast i fiziološke procese radi preživljavanja nepovoljnih uvjeta. Nakon kiše, biljka u roku od 6 - 24 sata proteini se počinju sintetizirati.

Ekstremna tolerancija na sušu pronađena je i kod kritosjemenjača i kod paprati. Biljka uskrsnuća (*Selaginella lepidophylla*), pustinjska je biljka iz porodice Selaginellaceae. Listovi joj mogu sadržavati od 0 – 2 % vlage i mogu tako opstajati godinama. Kada se listovi osuše, oni otpadaju te se ona sklopča čekajući dok ne padne kiša. Ima mogućnost potpunog oporavka nakon rehidracije. Promjene se događaju na glasničkoj RNA (mRNA) i povećava se sadržaj proteina i dolazi do tolerantnog stanja.



Slika 1: Biljka uskrsnuća (*Selaginella lepidophylla*)

(<https://jerihonska-ruza.com/ozivljavanje-jerihonske-ruze/>)

Uspješne strategije biljke za prevladavanje sušnog stresa

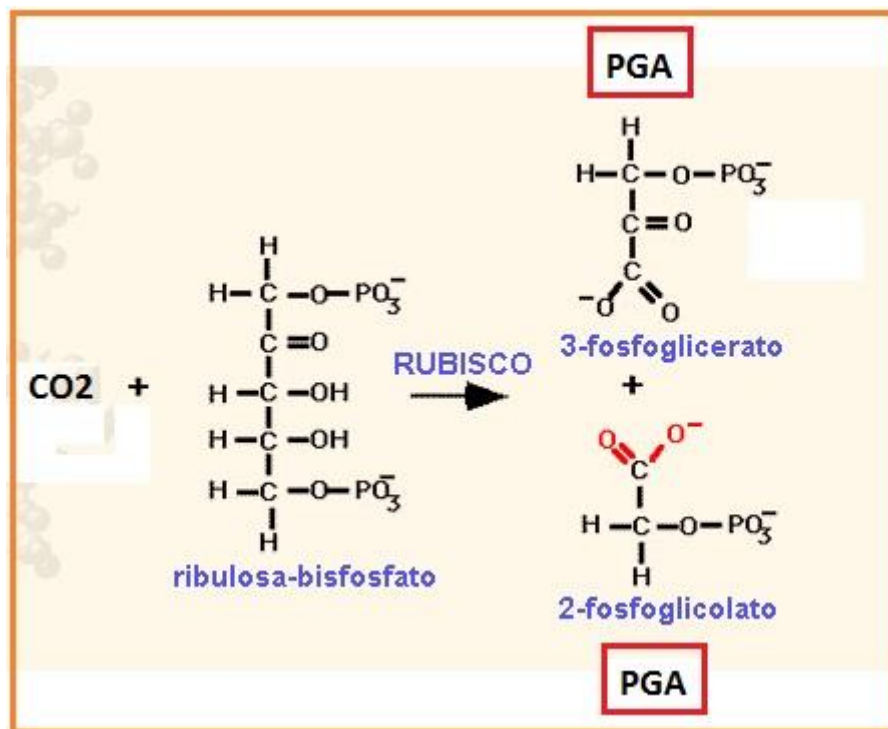
Biljke su razvile različite odgovore na sušni stres. Odgovori mogu biti podijeljeni na strategije izdržljivosti i izbjegavanja pomanjkanja vode. Oba procesa mogu biti istodobno prisutna u istoj biljci bez da jedna drugu isključuju. Biljke koje mogu izbjeći sušu pokazuju visoku razinu razvojne fleksibilnosti tako što mogu završiti svoj životni ciklus prije no što se budući fizički nedostatak vode dogodi. Takve biljke oslanjaju se na uspješnu reprodukciju prije samog nastupanja stresa. Jednogodišnje pustinjske biljke, uslijed sušnog razdoblja, mogu povezati kratkoću života i visoku stopu rasta i izmjene plinova maksimalno koristeći sve raspoložive resurse.

Postoje i prilagodbe reprodukcije gdje se proizvedeni asimilati raspoređuju kod stvaranja plodova. Biljke mogu skladištiti rezervne tvari u različitim organima (stabljika, korijen) pa ih mobilizirati za proizvodnju plodova kada za to dođe vrijeme. Ova sposobnost uočena je kod biljaka koje obitavaju na suhim područjima.

Sušu biljke podnose izbjegavanjem dehidracije tkiva dok vodeni potencijal ostaje isti ili toleriraju niski vodni potencijal. Ovo uključuje minimaliziranje gubitka vode i uzimanje maksimalne količine vode.

Mehanizam zatvaranja pući

Gubitak vode smanjuje se zatvaranjem pući. Zatvaranje pući je moguće sprječavanjem dotoka svjetlosti presavijanjem lista, formiranjem gustog sloja dlaka od kojih se svjetlo odbija. List također može promijeniti svoj položaj na izbojku promjenom kuta otklona kojim se smanjuje kut upada sunčevih zraka. Moguća je i redukcija rasta lista koji se onda razvija u sjeni starog lista gdje nutrijenti iz starog lista prelaze u novi. Mlado lišće koje se nalazi ispod zasjene starog lista, ima veću stopu fotosinteze i veći sadržaj enzima Rubisco po jedinici lisne površine. "Ribuloza-1, 5-bisfosfat karboksilaza/oksigenaza, također poznat pod nazivom Rubisco, je enzim uključen u prvi korak fiksacije ugljika, u procesu kojim se atmosferski ugljikov dioksid u biljkama pretvara u energetske bogate molekule poput škroba i saharoze. Zbog svoje bifunkcionalne prirode, Rubisco, osim s CO₂, stupa u reakciju i s molekularnim kisikom što indirektno uzrokuje gubitak energije, a i ugljika za biljke. Zbog te činjenice, smatra se da je Rubisco enzim koji griješi" (Mohorović, Petar: Rubisco – enzim koji griješi, 2014).



Slika 2. Enzim rubisco

(<https://biologigonz.blogspot.com/2010/08/reaksi-gelap-fotosintesis-calvin-benson.html>)

Kontrola vodenog statusa i fiksacije dušika u listu

Zatvaranje puči zajedno s zaustavljanjem rasta listova među ranijim su odgovorima biljke na sušu tako što štite biljku od gubitka vode, što dovodi do dehidracije stanica, isparavanja vode, kavitacije u ksilemu i u konačnici smrt. Otvaranje i zatvaranje puči rezultat su promjena u turgoru stanica zapornica koje su povezane s epidermalnim stanicama i promjenama propusnosti membrane.

Mehanizam odgovora puči na sušu nije lako odrediti jer puči mogu u datom trenutku odgovoriti na druge stresne situacije kao što su jačina sunčeve radijacije ili koncentracija CO₂. Istraživanja 80- tih godina prošlog stoljeća pokazala su da se puči zatvaraju kada je tlo suho i kada je vodni status u izbojku visokog turgora. Zatvaranje puči posredovano je djelovanjem kemijskih signala koji putuju od dehidriranog korijena do izbojka i lista. Na otvaranje i zatvaranje puči utječu i hormoni a najaktivniji u tome je ABA.

ABA (abscizinska kiselina) je hormon stresa koji regulira vodnu ravnotežu biljaka u vijestima nedostatka vode. ABA se sintetizira u stanicama koje sadrže kloroplaste i amiloplaste. Može inducirati dormanciju pupova i sjemenki, te inhibirati cvjetanje kod nekih biljaka. Kontrolira procese starenja, otpadanja listova, venuća cvjetova i dozrijevanje plodova. Sistem signalizacije je složen i uključuje transport na velike udaljenosti i promjenu koncentracije ABA i različitih hormona u zaštitnim stanicama.

Jedan od faktora koji regulira otvaranje pući uključuje i pH vrijednosti biljnog soka ksilema i pH lisnog tkiva. Ph može se povećati u uvjetima visoke evaporacije kada je visok deficit vodene pare u zraku, visoka osvjetljenost i temperatura lista. Povećanje pH može djelomično objasniti zatvaranje pući u popodnevnom periodu iako je biljka dobro snabdijevana vodom.

Povezanost manjka vode u korijenu i zatvaranje pući nije lako objašnjiva. Poznato je da pući odgovaraju direktno na nedostatak vode u listu zbog evaporacije. Suprotno tomu, postoje dokazi da pući odgovaraju na manjak vode i u ksilemu. Buckley i Mott tvrde da se promjena turgorskog tlaka u listu prevodi u signal koji dovodi do promjena osmotskog tlaka u zaštitnim stanicama koje reguliraju otvaranje i zatvaranje pući kao odgovor na promjene u zalihama vode ili promjene u zahtjevima za vodu. Takav stav potvrđuje ideju da zatvaranje pući sprječava rizik od nestanka vode u biljci. Kontrola otvora pući može se koristiti u proizvodnje hrane i dobivanje većeg prinosa usjeva.

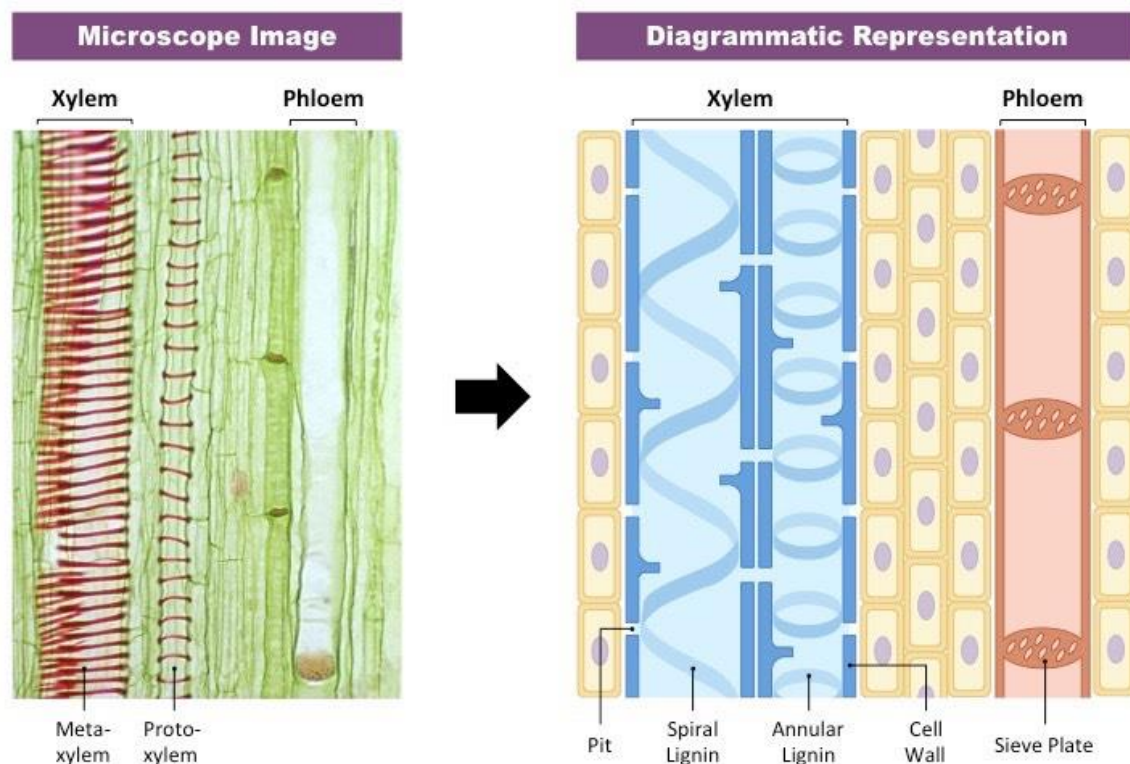
Hidraulički sustavi i reakcija na vodni stres

Kretanje vode prema gradijentu vodenog potencijala počinje kada voda dopre do korijenske stele i ksilema te nastavlja put uskim elementima prevladavajući hidraulički otpor. Kao posljedica povećanja visine stabla hidraulički put je produžen a hidraulička provodljivost smanjena. Rast stabla može biti ograničena zbog pada vodenog potencijala. Promjenom promjera žila provodnica i učinkovitost ksilema transport vode se povećava pa se povećava i visina stabla. Suša može negativno utjecati na promjer ksilema tj. provodnih cijevi što uzrokuje neravnotežu između zahtjeva za vodom što rezultira štetnim posljedicama za biljku. Sastavni dio vode koja kola u ksilemu su i otopljeni plinovi koji uslijed jake transpiracije i smanjenja tlaka dolazi do prelaska otopljenih plinova u plinovitu fazu pa se u provodnim elementima stvaraju mjehurići. Takav proces se naziva kavitacija. Različite vrste od tropskih kišnih šuma do pustinja pokazuju toleranciju hidrauličkih sustava koji su otporniji na kavitaciju. Male promjene dimenzija provodnog žilja dovode

do znatnih promjena u hidrauličkoj vodljivosti kapacitetu za skladištenje vode i otpornost na kavitaciju. Povećanje učinkovitosti ksilema je rješenje protoka vode kroz stablo u ekstremnim uvjetima.

Istraživanjem dimenzija traheida na dvije mediteranske jele (*Abies alba* i *Abies pinsapo*) s jakim filogenetskom vezom pokazuje da šire traheide ima *Abies pinsapo* nego *Abies alba* koja se obično nalazi pod vlažnijim klimatskim režimom. Veličina traheida *Abies pinsapo* čini ju vrstom koja je osjetljiva na zimu. No, druga istraživanja upućuju da su širi vodovi također ranjivi na kavitaciju uzrokovanom sušom.

Otpornost ksilema na gubitak funkcionalnosti nije jedina važna osobina za razumijevanje sušne tolerancije šumskog drveća. Također je važan oporavak nakon vodnog stresa. Oporavak može biti izazvan razvojem novog ksilema ili obnavljanjem stanica koje su bile zahvaćene embolijom. Biljke mogu popraviti embolizirane kanale ksilema tijekom noći ili tijekom kišnih razdoblja.



Slika 3. Ksilem i floem

(<https://www.tes.com/lessons/QZxzBtCwVRkObw/xylem-structure-and-function>)

Genetske i fenotipske varijacije u odgovorima na sušu

Vrste šumskog drveća karakterizirane su visokom interspecijskom raznolikošću pa se odgovori na sušni stres promatraju unutar različitih populacija. Široka rasprostranjenost šumskog drveća sugerira održavanje velike prilagodljivosti genetske različitosti. Do tih zaključaka došlo se provedbom istraživanja biokemijskih genetičkih biljega. Prosječna populacija šumskog drveća ima 50% polimorfnih lokusa i srednju očekivanu heterozigotnost od 15%. Posebne prilagodbe na sušu koje pojedinačne vrste imaju trebale bi se sagledati na razini populacije različitih kapaciteta. Što znači da su drugačiji odgovori na sušu zabilježeni u populacijama različitog geografskog podrijetla pa čak i unutar iste lokalne populacije.

Nedavno zabilježene promjene nekih šumskih sastojina bile su posljedica nagle i mjestimične ali vrlo intenzivne suše što je dovelo do promjene konkurentskih odnosa između vrsta. Drastične promjene u sastavu šumske vegetacije potvrđuju da trenutna genetska varijabilnost nije dovoljan odgovor za nova okruženja. Propadanje šuma postalo je široko rasprostranjen fenomen. Povećanje smrtno stope kao i visinskih pomaka potvrđuju da lokalna populacija ne može zadržati dovoljno prilagodljiv potencijal za prevladavanje neugodnih situacija uzrokovanih porastom suhoće na lokalnoj razini. Takve promjene najuočljivije su u rubnim populacijama areala određene vrste gdje se u sljedećim desetljećima očekuju veće promjene u toplinskim i vlažnim režimima. Te su promjene uočene u šumskim sustavima Mediterana.

Znanja o intraspecijskoj varijabilnosti na sušu potrebna su za bolje razumijevanje mikroevolucijskih promjena koje bi mogle utjecati na opstanak šumskih vrsta u novim klimatskim okruženjima.

Ključne prilagodbe u budućem održavanju populacije koja se suočava sa sušnim stresom proizlaze iz genetske varijabilnosti i fenotipske plastičnosti. Prirodnim populacijama šumskog drveća prijeti istrebljenje, migracije ili prilagodbe u nove sredine. Prilagodljivost drveća može biti brza. Međutim, brzina očekivane promjene klime vjerojatno će biti brža od genetskih promjena. Takva velika brzina može nadjačati potencijal stvaranja novih rekombiniranih vrsta koje su bolje prilagođene sušnim uvjetima. Stoga je bolji evolucijski mehanizam fenotipska plastičnost za suočavanje s novim klimatskim uvjetima.

Uslijed jake interakcije genotipa s okolišem, sposobnost genotipa da se prilagodi različitim sredinama, što se prikazuje kroz različite fenotipove je važna značajka šumskog drveća kao ključna uloga u prilagodbi.

Genetska kompozicija populacije

Genetsku raznolikost predstavlja bogatstvo različitih inačica gena koje se može naći unutar jedinke jedne populacije ili između više različitih populacija.

Za gospodarenje populacijama u genetičkom smislu potrebno ih je genetički determinirati što znači odrediti njenu genetsku kompoziciju. Određivanje genetske kompozicije znači identificirati genotipove odnosno gene koji čine neku populaciju tj. identificirati i kvantificirati apsolutno sve alele koji sačinjavaju genotip. U realnosti je vrlo teško izvedivo jer je potrebno sekvencirati potpune genome svih članova populacije i potrebno je poznavati točan broj i lokuse svih gena.

Odrediti genetsku kompoziciju populacije znači utvrditi frekvencije genotipova i gena koji čine tu populaciju.

Što utječe na promjenu genetske strukture?

Kada se genetska struktura populacije ne bi mijenjala tijekom vremena populacija se ne bi prilagođavala promjenama u okolišu i ne bi bilo evolucije u dugom vremenskom periodu. Čimbenici koji uzrokuju promjene genetke strukture nazivaju se evolucijsko - adaptacijski čimbenici. Glavni evolucijsko - adaptacijski čimbenici su mutacije, migracije alela, selekcija i genetski drift.

Mutacije

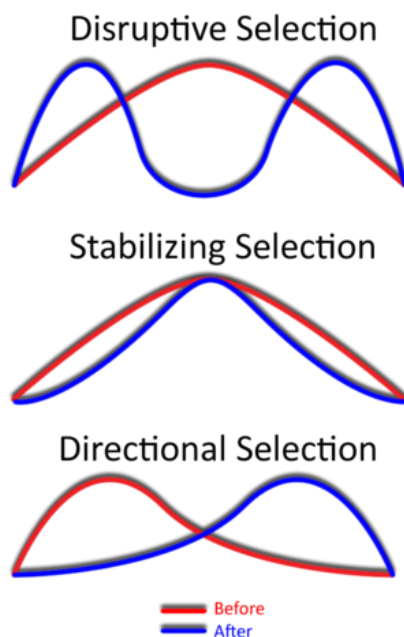
Mutacija je svaka promjena u genetskoj konstituciji jedinke. Mogu biti nasljedne ili ne nasljedne. Uzroci mutacije mogu biti raznovrsni okolišni čimbenici kao što su zračenje, fizikalni i kemijski agensi ali može biti i produkt same jedinke promjenama nekih hormona i produktima metabolizma. Većina mutacija ima negativne posljedice ali su one evolucijski jedini prirodni mehanizma nastanka alela. Moguće je zaključiti da je utjecaj mutacija na promjenu frekvencije alela nizak ako se promatra jedna generacija, što znači da je i utjecaj mutacija na promjenu genetske strukture populacije malen u kraćem vremenskom periodu. Međutim, dugoročno gledano, mutacije predstavljaju nezaobilazan izvor genetske raznolikosti u populacijama te značajan čimbenik promjene genetske strukture populacije.

Migracije alela

Migracije alela predstavljaju izmjene alela između različitih populacija pomoću polena, sjemena i izbojaka. Polen, sjeme i izbojci mogu migrirati na daleke udaljenosti vjetrom, vodom, životinjama. Šumsko drveće ima mogućnost migracije alela iako same po sebi nemaju sposobnost kretanja. Migracije alela omogućavaju unos novih alela u populaciju. Mogu povećati genetsku raznolikost ali je i smanjiti kroz duži vremenski period. Frekvencije alela ovise o intenzitetu migracije i razlici između frekvencija promatranog alela u dvije populacije.

Selekcija

"Prirodna selekcija temeljni je mehanizam evolucije odnosno prilagodbe populacija na promjene okoliša." (Bogdan,2013.) Selekcija je proces u kojemu se s vremenom mijenja genetska struktura populacije uslijed većeg reproduksijskog doprinosa jedinki koje su bolje prilagođene okolišnim uvjetima u kojima žive. Postoje usmjerena, ravnotežna i disruptivna selekcija.

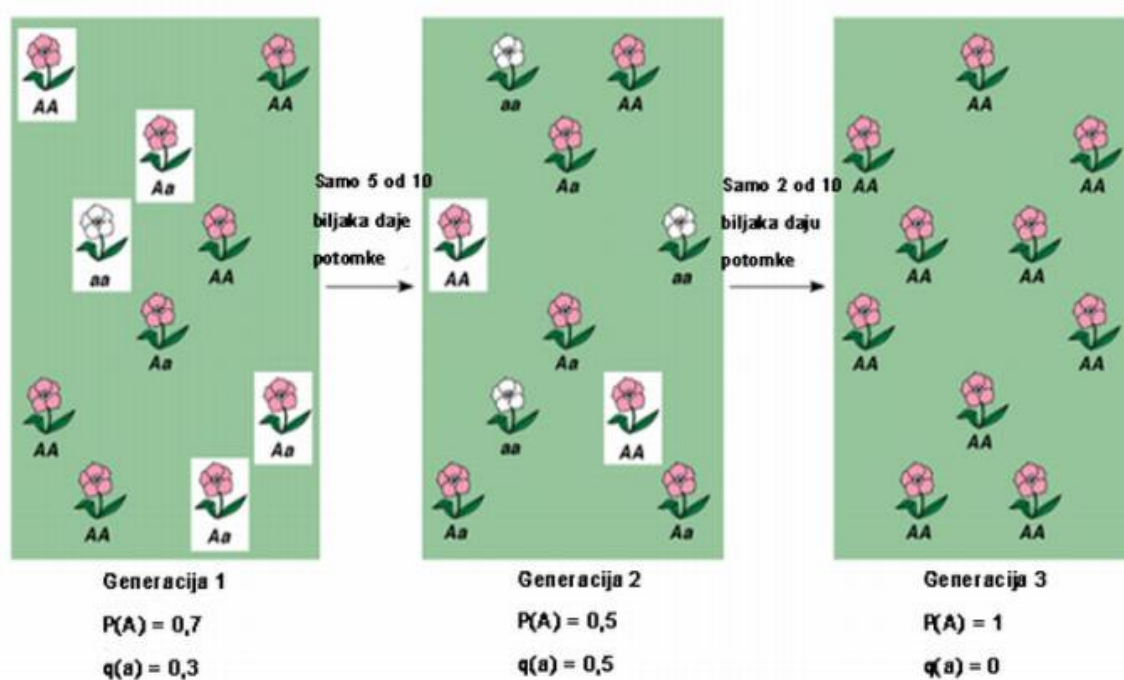


Slika 4. Vrste selekcija

(<http://inspiringscience.net/2012/02/27/natural-selection-different-modes/>)

Genetski drift

Fenomen je slučajnih promjena frekvencija alela u malim populacijama koje proizlaze iz činjenice da su aleli u generaciji potomstva slučajan uzorak alela roditeljske populacije. Genetski drift ovisi o veličini populacije i početnoj frekvenciji alela. Što je populacija manja to je genetski drift veći, što je frekvencija alela manja to je veća mogućnost nestanka tog alela iz populacije uslijed genetskog drifta. Vrlo često populacije koje su u rubnom dijelu areala stradavaju od genetskog drifta.



Slika 5. Genetski drift

(<http://www.genetika.biol.pmf.unizg.hr/pogl19.html>)

Migracije gena i mutacije povećavaju unutar populacijsku genetsku raznolikost a selekcija i genetski drift uzrokuju njezino smanjivanje.

Lociranje kvantitativnih svojstava

Reakcija biljke na sušni stres složen je biološki proces. Stoga je potrebno kombinirati genetičke i fiziološke studije kako bi se unaprijedilo znanje u ovom području. Otkrivanje lokusa kvantitativnih svojstava ovisi o veličini potomstva, genetskoj podlozi, nasljednosti osobine koja se istražuje i o interakciji genotipa i okoline. Analiza lociranja kvantitativnih svojstava koristi se za identifikaciju genomskih regija koje su uključene u genetsku kontrolu odgovora na sušu različitih šumskih vrsta vrednujući različita fenotipska svojstva u različitim eksperimentalnim nasadima.

Kod šumskog drveća identificirano je više lokusa za kvantitativna svojstva (QTL-a) povezanih sa svojstvom tolerantnosti, a nalaze se na različitim kromosomima. Osim u klasičnu selekciju tolerantnih genotipova, veliki naponi se ulažu i u genetičke modifikacije biljaka za bolju tolerantnost na sušu. Jedan od primjera je *Pinus pinaster* koju karakterizira značajna genetska i adaptivna raznolikost.

3. ZAKLJUČAK

Glavni elementi globalnih klimatskih promjena su povećanje temperature, porast koncentracija CO₂ i promjena količine oborina, zbog čega se tijekom vegetacijskog razdoblja na nekim staništima češće javlja suša.

Biljke su razvile mnogo specifičnih mehanizama kako odgovoriti na sušni stres. Neki od mehanizama uključuju kontrolu otvaranja puči, promjene unutar hidrauličkog sustava, odbacivanje i kontrola funkcija organa te razne odgovore kojima se mijenja sam izgled biljke. Takve promjene se unutar genotipa same populacije mogu promijeniti mutacijama, migracijom gena, prirodnim odabirom i genetskim driftom.

Iako se šumsko drveće odlikuje velikom genetskom raznolikošću, s obzirom na brzi napredak i sve veću učestalost ekstremnih klimatskih uvjeta, preostalo vrijeme za prilagodbe postaje sve manje. Kako bi se promijenila genetska struktura svake od šumskih populacija potrebno je dugo razdoblje.

Zbog klimatskih promjena potrebno je provoditi kontinuirano praćenje šumske vegetacije kako bi se mogle poduzeti preventivne mjere za očuvanje populacija na koje utječe suša.

Iako je promatranje i istraživanje genotipa, odnosno lociranje kvantitativnih svojstava koja odgovaraju na sušu još neistraženo potrebno je usmjeriti napore prema tim saznanjima kako bi se sačuvali šumski sustavi a time i čovjek.

4. LITERATURA

1. I. Aranda, E. Gil-Pelegrín, A. Gascó, M. A. Guevara, J. F. Cano, M. De Miguel, J. A. Ramírez-Valiente, J. J. Peguero-Pina, P. Perdiguero, A. Soto, M. T. Cervera and C. Collada: Drought Response in Forest Trees: From the Species to the Gene, 2012, Berlin, 293-333
2. Manuela M. Chaves^{A,B,D}, João P. Maroco^{B,C} and João S. Pereira^A: Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant, *Functional Plant Biology*, 2003, 30, 239–264
3. Bogdan, S., 2013.: Genetika s oplemenjivanjem drveća i grmlja., Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet, Zagreb
3. Škvorc, Ž., Franjić, J., Sever, K. 2013.: Fiziologija šumskog drveća, Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet, Zagreb
4. Snježana KEREŠA, Marijana BARIĆ, Martina HORVAT, Ivanka HABUŠ JERČIĆ, 2008.: MEHANIZMI TOLERANTNOSTI BILJAKA NA SUŠU I NJIHOVA GENSKA OSNOVA KOD PŠENICE , Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu
URL: <https://hrcak.srce.hr/file/41176>
5. Prognoza promjena šumske vegetacije zbog različitih scenarija klimatskih promjena u Sloveniji
URL: <https://hrcak.srce.hr/67619>