

Fenofaze i fiziološki procesi listanja i cvjetanja hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.)

Radočaj, Mia

Undergraduate thesis / Završni rad

2024

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

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:108:154284>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-14**



Repository / Repozitorij:

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



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
FAKULTET ŠUMARSTVA I DRVNE TEHNOLOGIJE
ZAVOD ZA ŠUMARSKU GENETIKU, DENDROLOGIJU I
BOTANIKU

PREDDIPLOMSKI STUDIJ
URBANO ŠUMARSTVO

Mia Radočaj

Fenofaze i fiziološki procesi listanja i cvjetanja hrasta
lužnjaka (*Quercus robur* L.)

ZAVRŠNI RAD

Zagreb, rujan 2024. godine

PODACI O ZAVRŠNOM RADU

Zavod:	Zavod za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku
Predmet:	Fiziologija bilja
Mentor:	Izv.prof.dr.sc. Krunoslav Sever
Studentica:	Mia Radočaj
JMBAG:	0068235251
Akad. godina:	2023./2024.
Mjesto, datum obrane:	Zagreb, 20. rujna 2024.
Sadržaj rada:	Slika: 6 Navedena literatura: 16
Sažetak:	Hrast lužnjak (<i>Quercus robur</i> L.) nizinska je vrsta drveća te pripada porodici <i>Fagaceae</i> A. Br. (= Cupuliferae L. C. Rich.), rodu <i>Quercus</i> L. Jednodomna je vrsta sa jednospolnim cvjetovima. Plod mu je žir. Cilj završnog rada bio je opisati fenofaze proljetnog listanja, jesenskog starenja lišća te razvoja rasplodnih organa (cvjetova i plodova) hrasta lužnjaka. Uz opis fenofaza opisan je i utjecaj okolišnih čimbenika na fiziološke procese koji se odvijaju tijekom nastupanja i protjecanja navedenih fenofaza.

	IZJAVA O AKADEMSKOJ ČESTITOSTI	OB FŠDT 05 07
		Revizija: 2
		Datum: 29.04.2021.

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

U Zagrebu, 2024 godine

vlastoručni potpis

Mia Radočaj

Sadržaj

1. UVOD	1
1.1. Općenito o hrastu lužnjaku	1
1.2. Utjecaj okolišnih čimbenika na fenologiju	2
1.3. Okolišni čimbenici koji utječu na proljetni razvoj i jesensko starenje lišća te razvoj rasplodnih organa	4
1.4. Reproductivni ciklus hrasta lužnjaka	4
2. CILJEVI RADA	6
3. MATERIJALI I METODE	7
4. REZULTATI I RASPRAVA	8
4.1. Proljetni razvoj lišća	8
4.2. Jesensko starenje lišća	10
4.3. Razvoj rasplodnih organa	12
5. ZAKLJUČAK	19
6. LITERATURA	20

1. UVOD

1.1. Općenito o hrastu lužnjaku

Hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) tipična je nizinska vrsta drveća te vrsta poplavnih područja. Pripada porodici *Fagaceae* A. Br. (= Cupuliferae L. C. Rich.), rodu *Quercus* L. Areal mu se rasprostire preko čitave Europe, a u Hrvatskoj se pojavljuje u poplavnim područjima velikih rijeka Drave, Save i Kupe te njihovih pritoka (Trinajstić 1996). Uz to, od svih europskih hrastova, lužnjak najbolje podnosi hladnoću tijekom dormantne faze što se povezuje s njegovom rasprostranjenošću na sjever, sve do Skandinavije (Askeyev i dr. 2005).

Hrast lužnjak je listopadno stablo koje raste do visine od 40 (50) m pri tome postiže prsni promjer do 2,5 (6) m. Kora mu je u mladosti glatka i tanka, tamnosiva do sivosmeđa, a u starosti duboko uzdužno i pliće poprečno izbrazdana. Lišće je jednostavno i naizmjenično, 5 – 10 cm dugačko, perasto režnjasto, uhorkaste osnove. Gornja je strana plojke tamnozeleno, a donja strana mu je svjetlija. Peteljka je 4 - 8 mm dugačka. Razvoj proljetnog lišća počinje u travnju i svibnju što ovisi o geografskoj lokaciji i klimatskim prilikama datog područja. Kod hrasta lužnjaka postoje rani i kasni te niz prijelaznih fenotipova s obzirom na početak listanja (Franjić i dr 2009). Razlike u početku listanja kreću se od 7 dana do 2 – 4 tjedna (Krstinić 1996). Hrast lužnjak obično prvo stvara muške cvjetove, a zatim razvija lišće. Nakon toga slijedi razvoj ženskih cvjetova. U jesen kreće jesensko starenje lišća koje je popraćeno promjenom boje lišća i njegovim otpadanjem.

Jednodomna je vrsta sa jednospolnim cvjetovima. Također je anemofilan što znači da koristi vjetar za razmnožavanje tj. za prijenos polena s muških cvjetova na ženske cvjetove. Muški cvjetovi se nalaze u visećim resama dok su ženski pojedinačni ili u čupercima do pet cvjetova na zajedničkoj stapci. Muški se razvijaju neposredno prije listanja, u bazi ovogodišnjih izbojaka, a ženski u pazušcima listova, na vrhu ovogodišnjih izbojaka. Cvjeta u travnju i svibnju kada i lista. Plod je orah (žir) koji dozrijeva u jesen 1. godine. Žirevi se najčešće nalaze 1- 3 (- 5) zajedno na 5 -12 cm dugačkoj stapci. Žir je 2-3.5 cm dugačak, valjkast, u svježem stanju s tamnim uzdužnim prugama. Nalazi se do trećine u kupoli koja ima privilegije ljuske (Franjić i Škvorc 2010).

1.2. Utjecaj okolišnih čimbenika na fenologiju

Fenofaze, u pogledu biljnih zajednica, predstavljaju razvojne faze različitih biljnih organa, na primjer fenofaze razvoja lista, razvoja cvjetova i tako dalje. Poznavanje fenologije listanja, cvjetanja, razvoja rasplodnih organa te jesenskog starenja lišća šumskoga drveća neophodno je ako nam je u planu, u bilo kojem smislu, upravljati, uređivati te održavati šumske kulture i zajednice. Rasplodni ciklus šumskog drveća pa tako i hrasta lužnjaka uvjetuje uspješnu obnovu šumskih sastojina, očuvanje genetske raznolikosti pojedinih populacija šumskoga drveća, povećanje produktivnosti klonskih sjemenskih plantaža i dr. (Sever 2012). Najznačajniji utjecaj na proljetno listanje, jesensko starenje i razvoj rasplodnih organa tj. na njihovo nastupanje i brzinu, imaju okolišni čimbenici.

Upoznati smo s činjenicom kako su biljke odgovorne za globalnu fiksaciju ugljikovog dioksida u atmosferi. Vrijeme otvaranja pupova u proljeće i starenje lišća u jesen vrlo je važno za definiranje razdoblja fiksacije ugljika i rasta tijekom vegetacijske sezone, kao i za određivanje preživljavanja zbog povećane učestalosti klimatskih ekstrema poput mraza (Čehulić i dr. 2019). Vegetacijska sezona je razdoblje tijekom kojeg se biljka aktivno razvija, a ono obuhvaća onaj dio godine kada su temperature više i količina svjetlosti je veća. Promjene u početku, kraju ili trajanju vegetacijske sezone može upućivati na klimatske promjene na nekom području. Osim toga, biljke tijekom vegetacijskog razdoblja imaju povoljnije uvjete za fotosintezu i transpiraciju. Tijekom transpiracije biljke otpuštaju vodu iz puči i tako utječu na vlažnost tla i temperaturu atmosfere. Sušenjem i otpadanjem lišća, promjenama u početku, kraju ili trajanju vegetacijske sezone, transpiracija se smanjuje te se ujedno i smanjuje protok vode. Na taj način osim praćenja globalnog ciklusa ugljika moguće je pratiti i ciklus vode. U članku Čehulića i dr. (2019) istraživao se utjecaj suše i osjetljivost na mraz kod hrasta lužnjaka. Povećanje temperature i nedostatak vode, uzrokovanih klimatskim promjenama, u konačnici uzrokuje sušu. Rezultatima je dokazano kako suša itekako ima utjecaj na početak proljetnog razvoja i jesenskog starenja lišća. Hrast lužnjak registrira nedostatak vode rano tijekom vegetacijske sezone, tijekom ili kratko nakon pupanja. Radi toga će datum pupanja biti odgođen u sljedećem proljeću. No, ako stablo registrira nedostatak vode kasno tijekom vegetacijske sezone, npr. tijekom ljetne suše, tada će se pupanje pomaknuti prema ranijem datumu sljedećeg proljeća. Također negativni učinci suše na jesensko opadanje lišća, odnosno odgođeno opadanje lišća, povećavaju osjetljivost hrastova na rane jesenske mrazove. Osim što dolazi do ranijeg početka starenja radi nedostatka vode, biljke ranije odbacuju lišće kako bi smanjile ukupnu površinu lišća. Smanjenjem površine smanjuje se gubitak vode putem transpiracije. Ustanovljeno je kako su povišene temperature i dugotrajne suše, kao posljedice klimatskih promjena, jedni od najčešćih razloga zbog kojeg dolazi do promjena fizioloških procesa u biljkama. Iako visoke temperature uzrokuju uranjeno i kraće listanje, u drugu ruku, više temperature mogu biti ekvivalentne povoljnijim uvjetima za biljku. Što su uvjeti povoljniji drveće intenzivnije troši pohranjenu energiju rezultirajući bržim procesom listanja.

Nadalje, najveće dugoročne posljedice visokih temperatura na drveće i šumske ekosustave svakako se manifestiraju u obliku posljedica na fenologiju rasplodnog ciklusa drveća. Na razvoj i funkcionalnost muških i ženskih rasplodnih organa uvelike utječu okolišni

uvjeti. Visoke temperature zraka negativno utječu na izlučivanje eksudata zbog čega dolazi do prekomjernog isušivanja površinskog dijela njuške tučka. Na taj način se skraćuje vremensko razdoblje u kojem se polen ondje može sakupljati (Srinivasan i dr. 1999). Također istrušenom polenu, radi temperaturnog stresa, kvaliteta može biti smanjena. Time se automatski smanjuje njegova vijabilnost i uspjeh oprašivanja. Smanjena je klijavost sjemena, ali i kvaliteta plodova. Isto kao i kod lišća, povišene temperature ubrzavaju razvoj plodova. Smanjuje se vremensko razdoblje zrenja plodova kao i njihova veličina. Može doći i do preuranjenog otpadanja plodova. Problemi kod promjena u vremenu sazrijevanja ispoljavaju se tijekom obnove šumskih sastojina, bilo to umjetno ili prirodno. Sjemenke i plodovi možda nisu dostupni za rasprostranjivanje u određenom trenutku, što naposljetku uzrokuje odgađanje obnove šume čime se propuštaju najoptimalniji uvjeti za sjetvu. Franjić i dr. (2011) ističu kako je pri proizvodnji genetski kvalitetnog sjemena u klonskim sjemenskim plantažama i/ili sjemenskim sastojinama potrebno što bolje poznavati nastup pojedinih fenofaza cvjetanja šumskog drveća. Za proizvodnju takvog genetski kvalitetnog sjemena važna je fenološka ujednačenost cvjetanja. To u globalu podrazumijeva da ženski cvjetovi budu receptivni, kako bi mogli primiti polenova zrnca, u trenutku oprašivanja muških cvjetova. Međutim postoje niz negativnih faktora koji utječu na fenološku ujednačenost cvjetanja kao što su oborine, visoka zračna vlaga, mraz i niske temperature, visoke temperature i dr. što u konačnici uzrokuje premalu količinu kvalitetnog sjemena. Sukladno tome možemo zaključiti kako je predviđanje negativnih utjecaja na biljke ključan dio upravljanja te je direktno povezan sa okolišnim čimbenicima i njihovim djelovanjem. Nadalje, prednost pojave punog uroda naspram pojave manjih uroda sjemena svake godine ogleđa se u povećanom uspjehu polinacije, smanjenu brojnosti populacija štetnika rasplodnih organa šumskog drveća (cvjetovi i plodovi) te raznošenju određene količine sjemena na veće udaljenosti od matičnih stabala (Kelly i Sork 2002, Piovesan i Adams 2005, Thomas i Packham 2007, prema: Sever i dr. 2014). Stoga je važno znati kako se puni urod tj. jednolična i obilna produkcija sjemena događa jednom u nekoliko godina (kod hrasta lužnjaka svake 3. do 5. godine).

1.3. Okolišni čimbenici koji utječu na proljetni razvoj i jesensko starenje lišća te razvoj rasplodnih organa.

Pod okolišnim čimbenicima smatraju se svi oni faktori koji na neki način utječu na organizme i cjelokupne ekosustave. Stoga je ključno naglasiti kako okolišni čimbenici izravno utječu na fiziološke procese koji se odvijaju unutar svih živih bića pa tako i u samim biljkama. Mogu djelovati zasebno ili u međusobnoj interakciji, pri čemu se neki od ovih čimbenika, kao što su temperatura zraka, vlažnost zraka, količina oborina, vlažnost tla, kemijski sastav tla, osvjetljenje i drugi, ističu kao ključni. Okolišni čimbenici koji su posebno važni za život i razvoj biljaka su osvjetljenje i toplina te dostupna količina vlage u tlu (Sever 2012). Oni imaju utjecaj na formu jedinke, no i dalje je moguće da je njihov utjecaj na vitalnost, razmnožavanje ili opstanak toliko malen da se promjene ne mogu uvidjeti. Važno je napomenuti da se ovi čimbenici mogu kontrolirati i manipulirati do određene granice, bilo u prirodnom okruženju ili u kontroliranim laboratorijskim uvjetima. Kroz kombinaciju tih okolišnih čimbenika, biljke razvijaju prilagodbe koje im omogućavaju rast, razvoj i opstanak.

1.4. Reproductivni ciklus hrasta lužnjaka

Prema Sever (2012) reproductivni ciklus hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) dijeli se u nekoliko faza: zametanje cvjetova, diferencijacija cvjetnih struktura, oprašivanje i oplodnja, razvoj i dozrijevanje plodova.

a) Zametanje

Zametanje cvjetnih pupova započinje diferencijacijom vršnog meristema. Okolišni čimbenici djeluju na fiziološke i biokemijske promjene, koje za vrijeme vegetacijskog razdoblja, utječu na ekspresiju gena te se pod njihovom regulacijom jedan dio ili sve stanice vršnog meristema u budućnosti pretvaraju u cvijet. Nakon zametanja slijedi diferencijacija cvjetova kod kojeg se nastavljaju fiziološke i biokemijske promjene u vršnom meristemu. Budući da je lužnjak jednospolna vrsta, diferencijacija cvjetova je prostorno i vremenski odvojena. Kako je već rečeno, muški cvjetovi se pojavljuju prije listanja, ali na vrhu prošlogodišnjih izbojaka nakon čega se formiraju ženski cvjetovi pri vrhu ovogodišnjih izbojaka. Diferencijacija muških cvjetova kreće nakon zametanja u lipnju i traje sve do jeseni. Međutim diferencijacija ženskih cvjetova započinje tek krajem ljeta, a u veljači i ožujku se nastavlja i završava.

b) Diferencijacija, oprašivanje, oplodnja

Mikrosporogeneza i makrosporogeneza osnovni su dio diferencijacije muških i ženskih cvjetova. Za vrijeme otvaranja pupova i početka izduživanja muških resa u polenovnicama se

odvija mikrosporogeneza tj. stvaranje polenovih zrnaca što je ključan čimbenik u procesu oprašivanja. Početak oprašivanja podrazumijeva otvaranje polenovnica i otpuštanje polenovih zrnaca u atmosferu. Nakon dva do četiri dana od početka trušnja, sav polen je strušen. U vrijeme oprašivanja diferencirani ženski cvjetovi sastoje se od vrata i njuške tučka, međutim plodnice još nema. Unatoč tome, za vrijeme raspršivanja polena, ženski cvjetovi postaju receptivni. Spremni su primiti polenova zrnca na svoje njuške i omogućiti im klijanje. Receptivnost ženskih cvjetova uobičajeno traje deset do četrnaest dana, a poslije četrnaest dana njuške se osuše i više nisu sposobne omogućiti klijanje polenu. Polen ove vrste na njušci klije 24 sata nakon čega polenove mješnice prorastaju kroz vrat tučka i time započinje oplodnja. Polenove mješnice rastu, otprilike deset do dvanaest dana, prema mjestu gdje će se kasnije formirati plodnica. Nakon proraštanja, polenove mješnice miruju određeni period, a nastavku slijedi makrosporogeneza tj. formiranje jajne stanice. Ovaj proces traje sve do druge polovice lipnja kada je plodnica potpuno formirana s ukupno 6 sjemenih zametaka. Tada polenove mješnice, nakon perioda mirovanja od mjesec dana, prodiru u plodnicu i ulaze u jajnu stanicu u kojoj dolazi do oplodnje. Iz jedne oplodene jaje stanice do jeseni se razvije žir, a preostalih pet propadnu.

c) Razvoj i dozrijevanje plodova

Budući da se sa završetkom oplodnje razvio jednosjemeni orah tj. žir, koji nema razvijen endosperm, mora doći do embriogeneze. Tijekom embriogeneze razvijaju se embrio i endosperm nedugo nakon oplodnje. Otprilike u prvoj polovici srpnja razvijaju se i supke. Zadnji korak u razvoju događa se početkom kolovoza kada dolazi do sinteze rezervnih tvari koje se pohranjuju u supkama te one preuzimaju ulogu endosperma odnosno izvor hranjivih tvari za rast, razvoj i klijanje. U hrasta lužnjaka 98 – 99 % potpuno razvijene sjemenke čine supke. Težina supki u potpuno razvijenoj sjemenci iznosi 4 – 6 g, a samog embrija 7 – 10 mg.

2. CILJEVI RADA

Cilj ovoga rada je prikazati i opisati fenofaze proljetnog i jesenskog starenja lišća te razvoja rasplodnih organa (cvjetova i plodova) kod hrasta lužnjaka uz opis fizioloških procesa povezanih s odvijanjem fenofaza lišća i/ili rasplodnih organa.

3. MATERIJALI I METODE

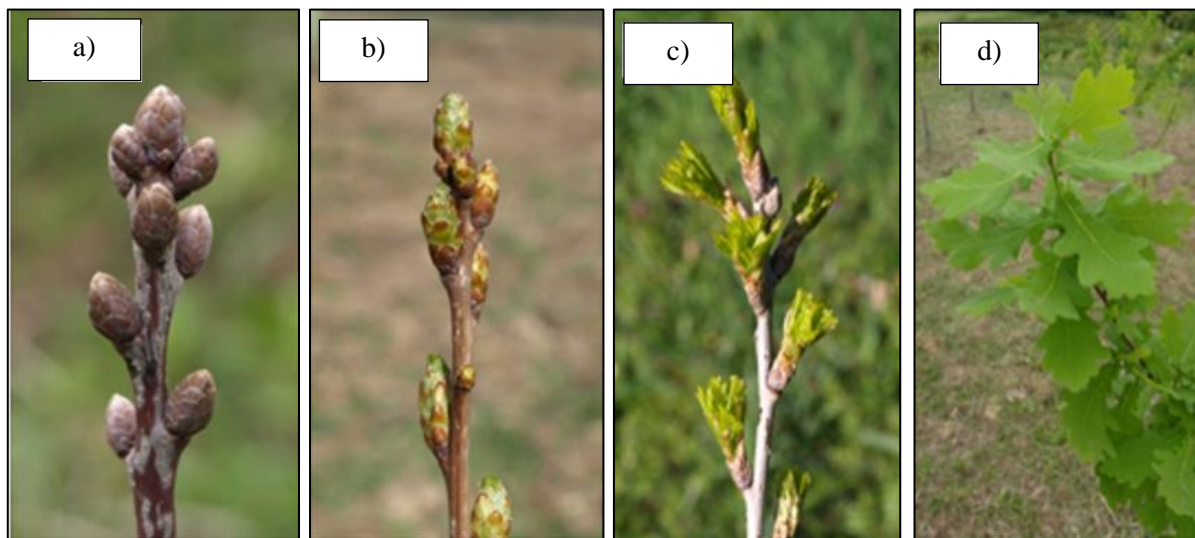
Fotografiranje lišća i rasplodnih organa (cvjetova i plodova) u pojedinim fazama njihova razvoja obavljeno je u klonskom testu hrasta lužnjaka koji je osnovan 2008. godine s klonovima prikupljenih iz već postojećih klonskih sjemenskih plantaža na području uprava šuma podružnica Vinkovci, Našice i Bjelovar. Pokusna ploha klonova hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.), veličine 0,3 ha, nalazi se u rasadniku Brestje (UŠP Zagreb; Šumarija Dugo Selo). Odabrano je 150 plus stabala koja su vegetativno razmnožena, a sa rametama (vegetativnim kopijama) osnovane su tri klonske sjemenske plantaže na površini od 66 ha na istoj lokaciji. Pokusna ploha u Brestju osnovana je zbog prevelike površine tih tri plantaža, kod kojih je onda teže provoditi istraživanja tj. fenološka motrenja i usporedbe. Planirano je 150 klonova kod kojih će svaki biti zastupljen s jednom rametom u jednom bloku (150 klonova \times 3 ramete), a ramete su posađene u međusobnom razmaku $2,5 \times 2,5$ m. Tijekom 2008. godine redovito se provodilo uklanjanje korovne vegetacije, navodnjavanje, zaštita od štetnika i ostali zahvati održavanja. No, zbog neuspješnog cijepljenja i sušenja od 150 klonova tj. 450 rameta, na kraju prve vegetacije ostalo je 128 klonova sa 293 ramete. Ploha je naknadno par puta popunjena te je na kraju sadržavala 365 rameta sa 174 klonova od planiranih 150.



Slika 1. Prikaz stanja na pokusnoj plohi nedugo nakon njezina osnivanja 6. 5. 2008. (prikaz A). Godinu dana poslije 13. 5. 2009. (prikaz B), 10. 6. 2010. (prikaz C) i 30. 5. 2011. (prikaz D) (Sever 2012)

4. REZULTATI I RASPRAVA

4.1. Proljetni razvoj lišća



Slika 2. Fenofaze razvoja lišća hrasta lužnjaka a) Pupovi tamni i tvrdi, ljuske pupova potpuno zatvorene b) Pupovi se povećavaju, ljuske su blago razmaknute c) Pupovi se otvaraju, vidljivi zeleni vrhovi lista d) Potpuno razvijeni listovi

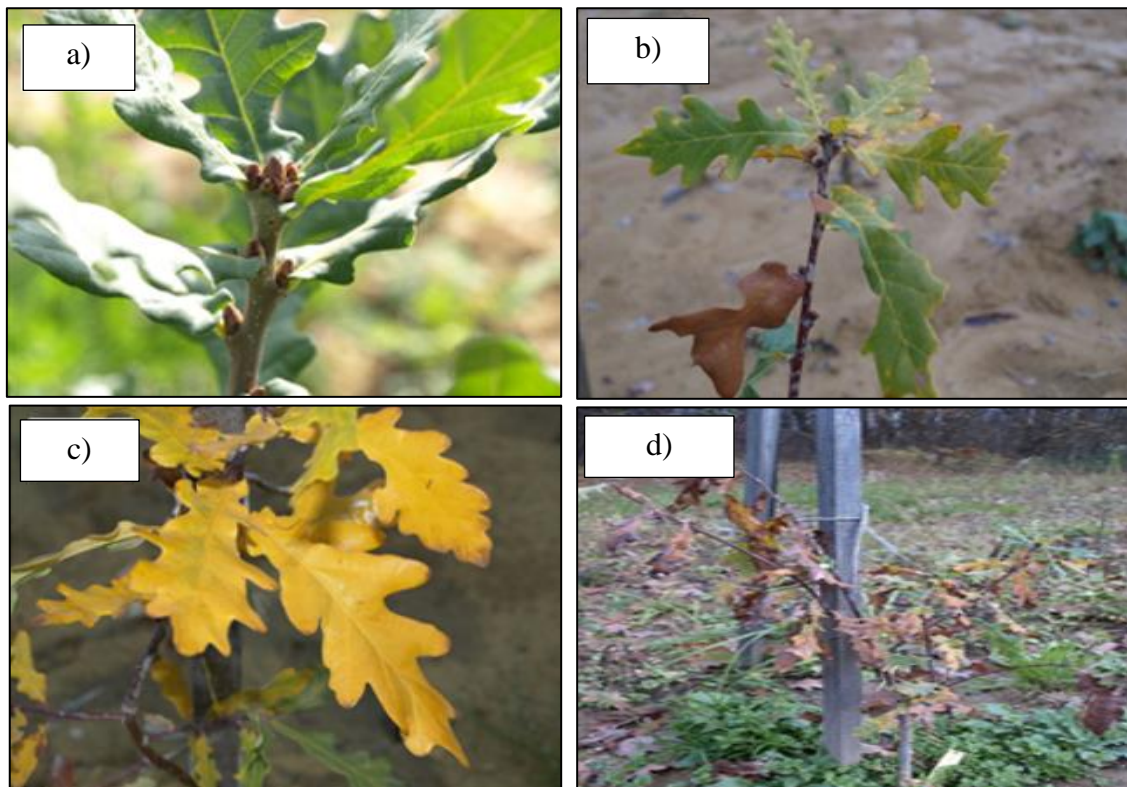
Proljetni razvoj lišća opisan je u 4 faze. U prvoj fazi (2a) mirujućih pupova, biljka se nalazi u stanju mirovanja tj. dormacije. Na ovakav se način prilagođava na hladnije temperature. Ljuske pupova potpuno su zatvorene te štite biljku od gubitka vode te isušivanja tijekom zime.

Na slici 2b prikazano je „otvaranje pupova“. Bubrenjem pupova, ljuske se polako razmiču. Optimalne temperature djeluju kao inicijatori za proces otvaranja pupova, potičući pokretanje specifičnih fizioloških mehanizama unutar biljaka koji rezultiraju otvaranjem pupova i početkom rasta i razvoja vegetativnih izbojaka s pripadajućim lišćem. Dolaskom proljeća i povećanjem temperatura dolazi do ponovne aktivacije biljke, ubrzavanje metaboličkih procesa kao što je stanična dioba i elongacije vršnih i/ili postarnih izbojaka. Počinje crpljenje vode iz tla, koja je zimi bila nedostupna radi smrznutog tla. Poznato je da pupanje i razvoj lišća kod hrasta lužnjaka i drugog šumskog drveća, jednim dijelom ovisi o anatomskoj građi drva. Upravo temperatura zraka ima vrlo važnu ulogu u proljetnoj aktivaciji kambija, dok ostali okolišni čimbenici (vlaga u tlu i temperatura tla) na aktivaciju kambija ne utječu značajno (Deslauriers i dr. 2008, Swidrak i dr. 2011 prema: Sever 2012). Temperatura zraka u proljeće mora doseći 7 – 9 stupnjeva, kako bi došlo do aktiviranja kambija i formiranja provodnih elemenata ksilema i floema. Razvitkom provodnih elemenata započinje apsorpcija vode iz tla, a zajedno s vodom apsorbiraju se mineralne tvari i hormoni, koji su potrebni za otvaranje pupova i razvoj lišća. Fitohormon koji je posebno značajan za ovu fazu jest citokinin, koji uzrokuju prekidanje dormantnosti te utječe na sazrijevanje kloroplasta (Dubravec i Regula 1995).

Treća faza sl. 2c predstavlja otvaranje pupova te vidljivost mladih listova. Najznačaniji proces u ovoj fazi jest početak fotosintetske aktivnosti. Kao i kod većine listopadnih vrsta tako i kod hrasta lužnjaka, optimalna temperatura zraka neophodna je za pravilno funkcioniranje i provođenje fotosinteze. Osim toga biljkama je potrebna dovoljna količina vode za normalnu fotosintetsku aktivnost. Fotosintetska aktivnost o kojoj ovisi razvoj lista nakon što dosegne 2/3 svoje konačne veličine može ovisiti o opskrbljenosti biljke vodom, temperaturi zraka i relativnoj vlažnosti zraka (Day 1999). Utjecaj svjetlosti na proljetno listanje povezujemo s pojmom fotoperiodizam. Ovaj pojam označava vremenski period koji biljke provedu izložene na dnevnom osvjetljenju. Fotoperiodizam iznimno je važan jer s pomoću njega biljke prilagođavaju na uvjete okoline te reguliraju procese poput cvjetanja i pupanja. Tijekom zime količina svjetlosti ograničena je kraćim danima, a što se bliže proljetni mjeseci količina svjetlosti se povećava. Količina svjetlosti je ključna u diferencijaciji proplastida u kloroplaste te sintezi klorofila koji boje mlade listove zeleno. Kako se duljina dana povećava, povećanje svjetlosti potiče proizvodnju, već spomenutih, fitohormona. Fitohormoni, poput auksina, gibberelina i citokinina, odgovorni su za početak pupanja i listanja tj. procese rasta i razvoja. Različit početak listanja hrasta lužnjaka u pojedinim dijelovima njegova areala posljedica je selekcijskog pritiska uvjetovanoga pojavom kasnih proljetnih mrazeva (Askeyev i dr. 2005). Zbog toga, unutar vrste, postoje određene svojte koje posljedice kasnih mrazeva potpuno izbjegnu.

Četvrta i konačna faza proljetnog razvoja lišća prikazana je na sl. 2d na kojoj je prikazano potpuno razvijeno lišće. Od fizioloških procesa, osim fotosinteze, koja služi za rast i razvoj cijele biljke, javljaju se i transpiracija, respiracija, sinteza hranjivih tvari, transport hranjivih tvari iz lišća prema ostalim biljnim organima, gutacija itd. Svi ovi fiziološki procesi uvelike su pod utjecajem okolišnih čimbenika. Poznato je kako se povećanjem temperature, svjetlosti i količine vode stvaraju povoljniji uvjeti za rast i razvoj biljke. No pređu li neki od okolišnih čimbenika svoje optimalne granice, može doći do negativnih utjecaja na biljku i njene fiziološke procese. Uslijed izlaganja šumskoga drveća visokim temperaturama zraka i visokom stupnju osvjetljenja, temperatura lista premašuje temperaturu zraka što ima izuzetno negativan utjecaj na fotosintetsku aktivnost (Singsaas i Sharkey 1998). Pojave visokih temperatura vrlo su često popraćene sušnim stresom koji smanjuje transpiraciju biljaka. Pući se zatvaraju kako bi smanjile gubitak vode i na taj način biljka preživljava sušne uvijete. Međutim, istodobno biljka smanjuje sposobnost za fotosintezu pa tako i mogućnost za rast. S druge strane, preniske temperature mogu uzrokovati usporavanje ili čak odgodu listanja. Lišće oštećeno mrazom gubi turgor te se smanjuje, mijenja boju u smeđu te se polagano suši. Osim temperature, dostupna količina vode, koju biljka apsorbira iz tla pomoću korijenovih dlačica, utječe na izgled, veličinu i oblik lišća. Količina vode izravno utječe na turgor, pritisak koji je uzrokovan prisustvom vode u stanicama. Nedostatak turgora može uzrokovati gubljenje normalne forme stanica koje postaju manje i smežurane. Lišće se tada obično uvija, gubi čvrstoću i postaje manje funkcionalno. Negativne promjene u morfologiji i fiziologiji lišća, ali i same biljke mogu također biti uzrokovane nedostatkom svjetlosti. Osim što su listovi manji i bljeđi, stabljike postaju tanje i izdužuju se u potrazi za svjetlom. Sinteza klorofila je smanjena pa lišće poprima žućkastu boju, ali se i smanjuje sposobnost apsorpcije svjetlosti što u konačnici ponovno uzrokuje smanjenje fotosinteze.

4.2. Jesensko starenje lišća



Slika 3. Fenofaze jesenskog starenja lišća a) Svi listovi su zeleni b) Listovi počinju žutjeti ili poprimati neku drugu boju c) Većina lišća je požutjela ili promijenila boju d) Listovi otpadaju

Kod procesa jesenskog starenja lišća tj. senescensije, okolišni čimbenici imaju utjecaj na promjene u boji lišća, opadanje listova i pripremu biljaka za zimu. Može se reći da je prva faza jesenskog starenja ujedno je i zadnja faza proljetnog listanja. Listovi su zeleni i funkcionalni i u potpunosti obavljaju procese poput transpiracije i fotosinteze.

U drugoj fazi lišće polagano počinje gubiti zelenu boju. Kao odgovor na sezonske promjene tj. dolaska jeseni i zime, starenje ili stresove iz okoline dolazi do razgradnje klorofila. Biljka proizvodi specifične enzime koji su ključni u razgradnji i destrukciji klorofila. Zahvaljujući tome zeleni pigment nestaje te postaju vidljivi karotenoidi (žuti i narančasti pigmenti) i antocijanini (crveni i purpurni pigmenti). Paralelno s tim, s razgradnjom klorofila smanjuje se i fotosintetska aktivnost. Zbog toga biljka razgrađuje hranjive tvari te ih transportira iz lišća u druge biljne organe kao što su stabljika i korijen. Koristeći pohranjene tvari biljka preživljava zimu.

Na slici 3c većina lišća je požutjela i izgubila zelenu boju. Što su dani kraći u jesen tj. zbog kraće izloženosti biljaka svjetlosti, takozvani fotoperiod, biljka manje proizvodi klorofil i gubi svoju zelenu boju. Klorofil skoro pa je nestao te sada uglavnom prevladavaju pigmenti karotenoid i antocijanin, bojeći listove potpuno u žuto ili crvenkasto. Paralelno s kraćim danima jest pad temperature zraka, koja motivira biljku na pripremu za zimu. Hladnije temperature

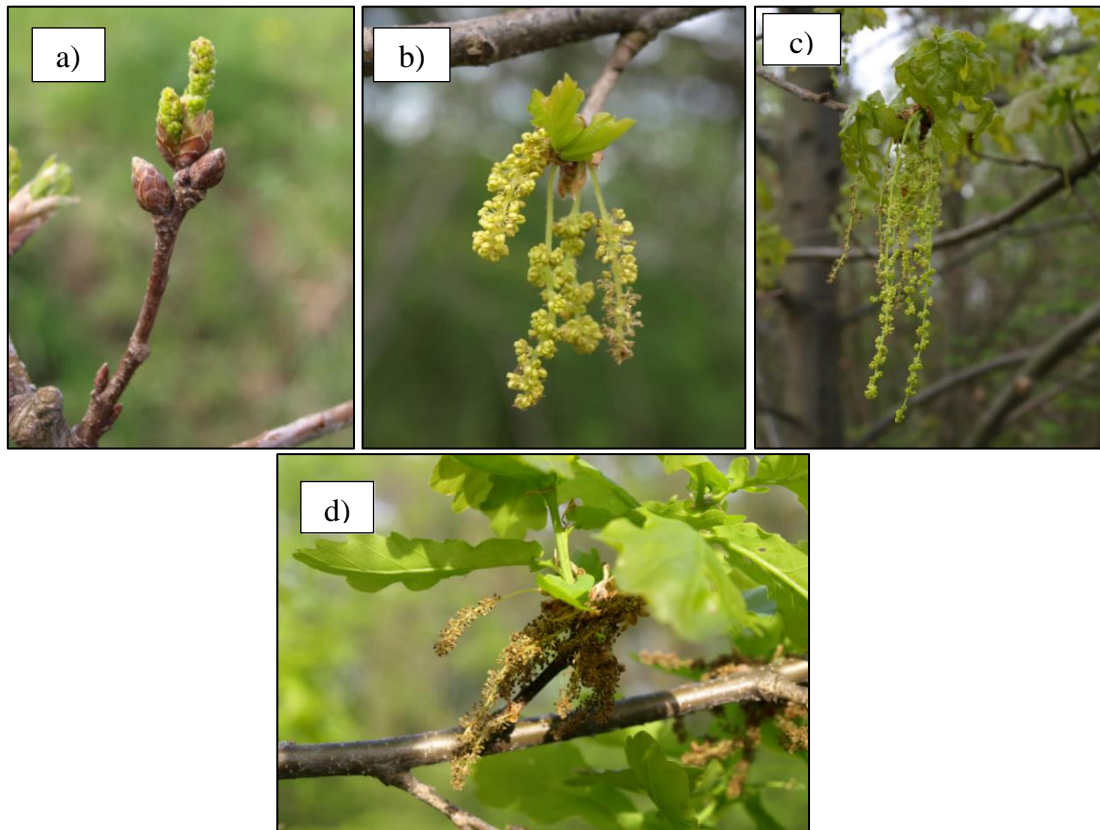
doprinosu prestanku fotosinteze i ujedno rasta biljke. Metabolički procesi u biljci sve više se usporavaju i biljke polako prelaze u stanje mirovanja.

U zadnjoj fazi jesenskog starenja lišća prevladavaju procesi razgradnje. Lišće konačno otpada s biljke, a takav proces otpadanja biljnih organa naziva se abscisija. Postupak kreće tako što se na bazi peteljke stvara rastavno tkivo. U području rastavnog tkiva enzimskim procesima dolazi do razgradnje staničnih stijenki što omogućava otpadanje lista. Naposljetku biljka ispušta fitohormone abscizinsku kiselinu i etilen, koji utječu ne samo na otpadanje lišća već i na starenje biljke, venuće cvjetova i dozrijevanje plodova. Odbacivanjem lišća biljka se priprema za zimu čuvajući zalihe vode, minerala, hranjivih tvari u korijenju i stabljikama. Ako dođe do zadržavanja zelenog lišća u jesen i pojavom niskih temperatura može doći do zamrzavanja vode u stablu i mehaničkih ozljeda. Prilikom niskih temperatura moguće je formiranje leda u provodnim elementima, ksilemu i floemu, zbog kontinuiranog prijenosa vode bilo to u smjeru korijenja prema lišću ili lišća prema korijenju. Zbog povećanja svog volumena, led u provodnim elementima uzrokuje fizička oštećenja i rupturu stanica. Odgođeno starenje lišća normalan je fiziološki odgovor na sušu kod roda *Quercus*. Umjesto da lišće stari i otpadne u očekivanom vremenu, suša uzrokuje da ono ostaje na stablu i ostaje duže zeleno. Takvo produljeno zadržavanje lišća na stablu, stavlja biljku u potencijalno nepovoljne uvjete. Važno je napomenuti da utjecaji suše na jesensko starenje lišća, odnosno odgađanje starenja lišća, vjerojatno povećavaju osjetljivost hrastova na rane jesenske mrazeve (Čehulić i dr. 2019).

4.3. Razvoj rasplodnih organa

Razvoj reproduktivnih organa, uključujući cvjetove i plodove, kod šumskog drveća odvija se uz sudjelovanje raznih fizioloških procesa koji su pod utjecajem okolišnih čimbenika, bilo izravno ili neizravno. Rezultati dosadašnjih istraživanja ukazuju na to da tijekom svih faza razvoja reproduktivnih organa, faktori kao što su klimatske i meteorološke prilike, sastav tla, prisutnost štetnih insekata i drugi, mogu imati izravan ili posredan utjecaj na njihov napredak. Međutim, literature vezane za utjecaj okolišnih čimbenika na rasplodni ciklus hrasta lužnjaka ima vrlo malo. Što se tiče razvoja rasplodnih organa, niske noćne temperature zraka tijekom proljetnih mjeseci mogu uzrokovati usporavanje buđenja pupova i zametanja cvjetova sve dok ne dođe do optimalnijih uvjeta. U drugu ruku, zbog visokih temperature zraka i malih količina oborina tijekom ljetnih mjeseci, dolazi do smanjenja vlažnosti tla. Smanjenjem vlažnosti tla, biljka gubi dovoljne resurse vode te također može doći do odgode buđenja pupova i diferencijacije cvjetnih struktura. Važno je napomenuti kako su aktivacija kambija i formiranje provodnih elemenata odgovorni, ne samo za otvaranje i razvoj pupova lišća, već i za pupove cvjetova u čemu najvažniju ulogu ima temperatura. Tijekom procesa mikrosporogeneze u polenovnicama muških cvjetova, odvijaju se fiziološki procesi koji su izuzetno važni za oprašivanje i oplodnju. Visoke temperature, sušni ili pak vodni stres mogu negativno utjecati na te fiziološke procese te biljka onda proizvodi sterilni polen i polen s vrlo malim postotkom klijanja. U konačnici, loše oprašivanje vrlo često rezultira izuzetno slabim urodom plodova. Izostanak uroda ili vrlo slab urod kod pojedinih vrsta iz roda *Quercus* nerijetko se pripisuje neuspjelom oprašivanju i odbacivanju reproduktivnih organa u ranim fazama njihova razvoja (Franjić i dr. 2011). Od klimatskih prilika koje negativno utječu na razvoj plodova i njihovo dozrijevanje ističemo jedino ekstremno visoke temperature i ekstremnu sušu te pojavu tuče tijekom ljetnih mjeseci (Cecich 1997, prema: Sever 2012).

a) Razvoj muških cvjetova



Slika 4. Fenofaze razvoja muških cvjetova a) Pojava muških cvjetova b) Početak trušenja polena c) Intenzivno trušenje polena d) Završetak trušenja polena

Na slici 4a prikazano je otvaranje pupova i pojavu muških cvjetova koji se u krošnji stabla vide u proljeće, a koji su bili zametnuti prošle godine u lipnju. Diferencijacija muških cvjetova odvija se odmah nakon njihova zametanja te su potaknuti fitohormonalnim djelovanjem. Od lipnja do jeseni formirani su muški cvjetovi sa nefunkcionalnim prašnicima s prašničkim nitima i polenovnicama koje su izgrađene od nediferenciranog parenhimskog staničja. U proljeće ove godine (slika a) diferencijacija se nastavlja. Mitozom dolazi do danjeg rasta, formiranja i početka izduživanja resa. Za vrijeme otvaranja pupova i početka izduživanja muških resa u polenovnicama se odvija mikrosporogeneza tj. stvaranje polenovih zrnaca koja traje sve do nekoliko dana prije trušenja polena. Prvo se stvaraju majčinske stanice mikropore koje se dijele mejozom te nastaju mikropore te na kraju polenova zrnca. Potpuno formirana polenova zrnca prije otpuštanja iz polenovnica sastoje se od vegetativne i generativne stanice koje su obavijene dvjema ovojnicama, vanjskom eksinom i unutarnjom intinom (Heslop – Harisson 1973).

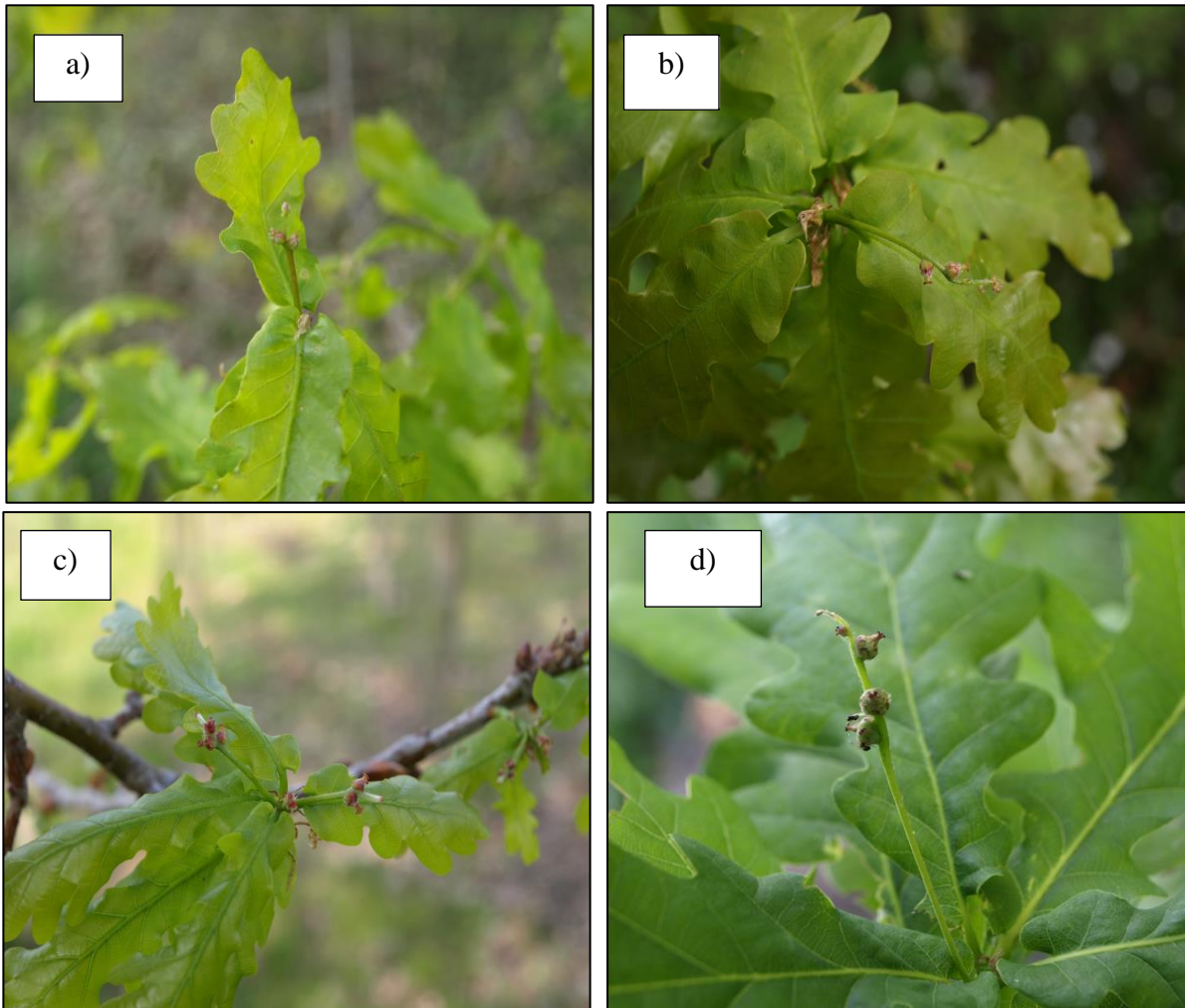
U drugoj fazi razvoja muških cvjetova dolazi do početka trušenja polena. Sadržaj vode u resama i/ili polenovnicama se smanjuje što uzrokuje pucanje i otpuštanje polena. Kod hrasta lužnjaka trušenje polena započinje 13 dana nakon otvaranja pupova i traje oko 6 dana. (Franjić

i dr. 2011). Njuška tučka ženskog cvijeta luči tvari koje pružaju uvjete za klijanje polena i razvoj polenovih mješinica.

Treća faza predstavlja razdoblje najintenzivnijeg trušenja polena muških cvjetova. U ovoj fazi ključne uvjete mogu imati upravo okolišni čimbenici, koji mogu optimizirati otpuštanje polena, kao što su niska relativna vlažnost zraka i mala količina oborina (Duocouso 1992, prema: Sever 2012)

Završetkom trušenja polena, muški se cvjetovi počinju sušiti. Rese gube vlagu, poprimaju smeđu boju te naposljetku padaju sa stabla. Pad resa sa stabla često može biti ubrzan djelovanjem vjetra ili kiše.

b) Razvoj ženskih cvjetova



Slika 5 Fenofaze razvoja ženskih cvjetova a) Pojava ženskih cvjetova b) Početak receptivnosti c) Potpuna receptivnost d) Završetak receptivnosti

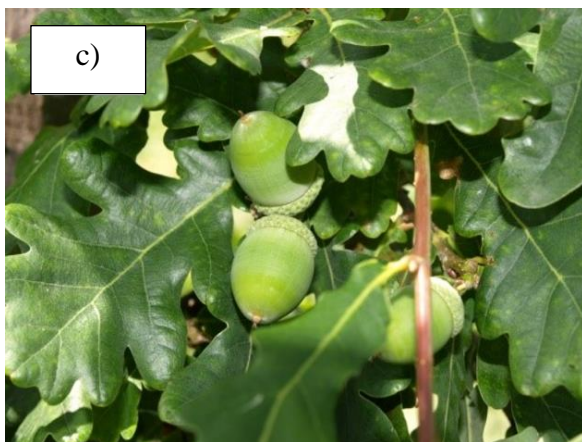
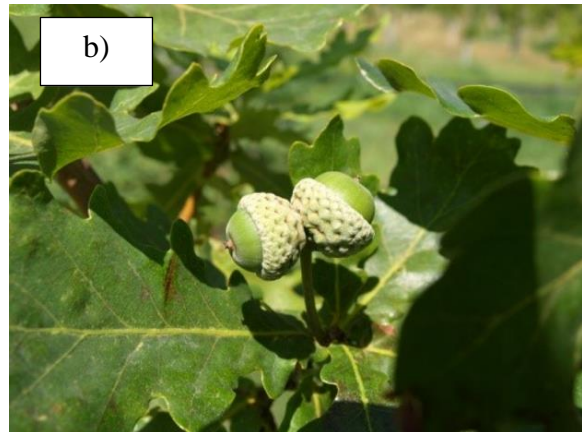
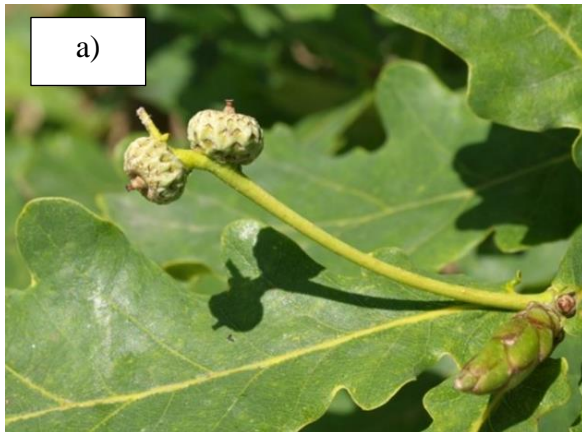
Pojavu ženskih cvjetova na krošnji hrasta lužnjaka, možemo uočiti u rano proljeće tijekom otvaranja pupova, kada ženski cvijet čine samo vrat i njuška tučka, dok plodnica još uvijek nije razvijena (slika 5a).

Na slici 5b prikazano je kako se stapka na kojem se nalaze ženski cvjetovi izdužila. Nedugo nakon otvaranja pupova i izduživanja stapki ženskih cvjetova njuške tučka postaju receptivne, tj. sposobne za prijem polena koji ondje može početi s klijanjem i proraštanjem polenove mješine prema mjestu gdje će kasnije biti formirana plodnica. Receptivnost ženskih cvjetova obično započinje paralelno s otpuštanjem polena iz prašnika muških cvjetova i njegovoj disperziji u atmosferi. Receptivnost njuške tučka ženskog cvijeta kod hrasta lužnjaka u prosjeku nastupa 4 dana nakon otvaranja pupova i traje do 4,4 – 8,3 dana ovisno o meteorološkim prilikama (Franjić i dr. 2011). Poznato je kako u tom trenutku plodnica još nije razvijena te će tek za par mjeseci biti povoljna na prodiranje polenovih mješina.

Na slici 5c može se uočiti i promjena boje što ukazuje na spremnost njušaka tučka za hvatanje polena. Kao što je već rečeno njuške ispuštaju sekrete pomoću kojeg lakše hvataju polen i koji stvaraju najpovoljnije uvjete za klijanje polena.

Završetkom receptivnosti ženski cvjetovi se osuše i ponovno mijenjaju boju. Sada više nisu u mogućnosti primiti polen muških cvjetova. Nakon oprašivanja tj. nakon što polen dospije do njuške tučka ženskog cvijeta, slijedi oplodnja. Važno je imati na umu kako tijekom oprašivanja, kod hrasta lužnjaka, plodnica i jajne stanice nisu potpuno razvijene. Oplodnja će se dogoditi tek nakon 6 – 7 tjedana nakon oprašivanja razvitkom plodnice, a takva oplodnja se naziva odgođena oplodnja. Klijanje polena hrasta lužnjaka, na njušci tučka, završava nakon 24 sata. Slijedi razvoj polenovih mješnica tijekom prorastanja kroz njušku i vrat tučka prema još nerazvijenoj plodnici. Plodnica i jajne stanice potpuno će se razviti tek u drugoj polovici lipnja, stoga polenova mješnica miruje na mjestu gdje se vrat tučka spaja s budućom plodnicom. U međuvremenu u polennoj mješnici dolazi do diobe stanice te nastaju dvije spermalne stanice. Drugom polovicom lipnja razvijena je plodnica sastavljena od tri pretinaca u kojima se nalaze po dvije jajne stanice. Makrosporogeneza je proces stvaranja jajnih stanica. Mejozom nastale 4 majčinske stanice megaspore, tri propadaju, jedna preživljava te dijeljenjem mitozom nastaje jajna stanica. Nakon potpunog razvitka plodnice, nekoliko polenovih mješnica prorasta u plodnicu i dalje do embrionske vrećice. Kada mješnice dopiju u embrionsku vrećicu na vrhovima pucaju i ispuštaju dvije nastale spermalne stanice. Jedna spermalna stanica se stapa s jajnom stanicom, a druga sa sekundarnom jezgrom embrionske vrećice. Ovakav oblik oplodnje naziva se dvostruka oplodnja. Kada polenova mješnica prodre u plodnicu samo jedna od šest jajnih stanica bude oplodena te se nastavlja razvijati u buduću plod.

c) Razvoj i dozrijevanje plodova (žira)



Slika 6 Fenofaze razvoja plodova a) Plod u vrijeme oplodnje b) Plod prije nego počne rasti u dužinu c) Plod koji više ne raste u dužinu d) Plod u vrijeme početka zriobe

Rezultatom uspješne oplodnje (slika 6a) smatra se zigota, oplodena jajna stanica, koja će proći kroz staničnu diobu kako bi se razvila u embrio.

Slika 6b prikazuje početnu fazu rasta ploda. Nedugo nakon oplodnje nastupa embriogeneza. Embriogenezom iz oplodene jajne stanice nastaje embrio, a iz sekundarne jezgre endosperm. Početkom srpnja tj. 8 – 9 tjedana nakon oprašivanja endosperm je razvijen, a zigota je postala embrio okruglastog oblika. Paralelno s razvitkom embrija, razvija se i sjemena ljuska odnosno perikarp koji nastaje od vanjske stijenke plodnice..

Na slici 6c prikazan je plod koji je dosegnuo svoju maksimalnu dužinu i sada se intenzivira razvoj unutarnjih struktura nakon čega započinje dozrijevanje. Embrio je srcastog oblika, a počinju se razvijati i supke koje će preuzeti ulogu endosperma. Početkom kolovoza supke su razvijene i u njima se sada pohranjuju hranjive tvari. Nakupljanjem hranjivih tvari poput škroba, proteina i ulja, žir povećava masu te raste u širinu.

U zadnjoj fazi žir sazrijava, a embrio je spreman za klijanje. Dolazi do lignifikacije kupole koja postaje drvenasta i štiti plod od vanjskih utjecaja. Povećana je koncentracija

apscizinske kiseline, koja sprječava sintezu enzima nužnih za razgradnju pričuvnih tvari u sjemenkama i njihovao prerano klijanje. Osim što ovaj hormon inducira dormantnost ploda također regulira zalihe vode u uvjetima nedostatka vode što se događa zimi. Dormacija sjemena sprječava klijanje u nepovoljnim uvjetima, posebno prije zime kada bi izrasle sadnice bile uništene. Za hrast lužnjak karakteristična je epikotilna dormantnost. Žir klije u jesen tj. razvija hipokotil i korijen, dok epikotil (dio klijanca koji se nalazi iznad kotiledona tj. prvih listića i nosi buduće prave listove) miruje tijekom zime (Škvorc, Franjić, Sever 2008). Na taj su način budući mladi izdanci zaštićeni od niskih temperatura. Dolaskom proljeća i porastom temperature, dormantnost se prekida i epikotil počinje rasti.

5. ZAKLJUČAK

Poznavanje fenologije šumskoga drveća, pomaže nam u praćenju klimatskih promjena koje direktno utječu na uzgajanje, gospodarenje pa i zaštitu čitavih ekosustava, ali i pojedinačnih vrsta (u ovom slučaju hrasta lužjaka). Klimatske promjene uzrokuju niz negativnih posljedica kao što su već navedene promjene u fenologiji, učestale i intenzivne vremenske nepogode, promjene u dinamici i pojavljivanju štetnika i bolesti biljaka itd. Promjene u fenološkim fazama mogu imati znatan utjecaj na dugoročni opstanak šuma hrasta lužnjaka. Radi toga je iznimno važno razumijeti i pratiti, ne samo utjecaj određenih okolišnih čimbenika na fenofaze, već i fiziološke procese koji se paralelno s njihovim protjecanjem odvijaju u biljci. Vrlo je vjerojatno da će klimatske promjene imati značajan utjecaj na selekcijski pritisak šumskih populacija, stoga je važno da se i fenologija prilagodi na buduću klimu. Kako bi se očuvale trenutne funkcije šuma potrebna je velika međuvrsna, ali i genotipska varijabilnost, zbog koje će drvenaste vrste moći pratiti promjenjivu klimu. Praćenjem fenologije na određenim pokusnim plohama, dobivaju se informacije o stanju i razvoju stabla tijekom godine. Fenološke informacije povezujemo s procjenama utjecaja okolišnih čimbenika na istoj plohi. Na takav način moguće je dobiti sveukupnu procjenu pogodnosti nekog staništa za buduću opstanak vrste od interese na tom staništu. Rezultate tada možemo usporediti sa sličnim populacijama, koje se nalaze u sličnim uvjetima te unaprijed imati u vidu kako i na koji način provoditi gospodarenje. Na temelju takvih spoznaja uređuje se plan gospodarenja koji se kasnije može primjeniti i na širim populacijama. Na posljetku, važno je istaknuti potrebu za danjim istraživanjem utjecaja okolišnih čimbenika na rasplodni ciklus hrasta lužnjaka, što trenutno nije u potpunosti razjašnjeno.

6. LITERATURA

1. Askeyev, I.V., Thischin, O. V., Sparks, H., 2005: The effect of climate on the phenology, acorn crop and radial increment of pedunculate oak (*Quercus robur*) in the middle Volga region. *International Journal of Biometeorology*, 49: 262–266. [10.1007/s00484-004-0233-3](https://doi.org/10.1007/s00484-004-0233-3)
2. Čehulić, I., Sever, K., Katičić Bogdan, I., Jazbec, A., Škvorc, Ž., Bogdan, S., 2019: Drought Impact on Leaf Phenology and Spring Frost Susceptibility in a *Quercus robur* L. Provenance Trial. *Forests*, 10(1), 50: 1–15. <https://doi.org/10.3390/f10010050>
3. Dubravec K. D., Regula I., 1995: Fiziologija bilja., Školska knjiga, Zagreb, 243 str.
4. Day, M. E., 1999: Influence of temperature and leaf-to-air vapor pressure deficit on net photosynthesis and stomatal conductance in red spruce (*Picea rubens*). *Tree physiology*, 20: 57– 63. [10.1093/treephys/20.1.57](https://doi.org/10.1093/treephys/20.1.57)
5. Franjić, J., Bogdan, S., Škvorc, Ž., Sever, K., Krstonošić, D., 2009: Fenološka sinkroniziranost klonova hrasta lužnjaka iz klonskih sjemenskih plantaža u Hrvatskoj. Zbornik radova sa znanstvenog skupa Šume hrasta lužnjaka u promjenjenim stanišnim i gospodarskim uvjetima. HAZU Znanstveno vijeće za poljoprivredu i šumarstvo, Sekcija za šumarstvo, Centar za znanstveni rad u Vinkovcima, 153-167. Zagreb.
6. Franjić, J., Ž. Škvorc, 2010: Šumsko drveće i grmlje Hrvatske. Sveučilište u Zagrebu - Šumarski fakultet Zagreb. 432.str.
7. Franjić, J., Sever, K., Bogdan, S., Škvorc, Ž., Krstonošić, D., Alešković, I., 2011: Fenološka neujednačenost kao ograničavajući čimbenih uspješnoga oprašivanja u klonskim sjemenskim plantažama hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). *Croatian Journal of Forest Engineering*, 32(1): 141–156. <https://doi.org/10.5552/crojfe>
8. Heslop – Harisson, J., 1973: Pollen development and physiology. Butterworths, 2nd Edition, London U.K.
9. Klepac, D., 1996: Hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) u Hrvatskoj. Hrvatska akademija znanosti i umjetnosti, Centar za znanstveni rad u Vinkovcima i Hrvatske šume, p.o. Zagreb, Zagreb – Vinkovci, 71–82.
10. Krstinić, A., 1996: Unutarpopulacijska i međupopulacijska varijabilnost hrasta lužnjaka. Hrvatska akademija znanosti i umjetnosti, Centar za znanstveni rad u Vinkovcima i Hrvatske šume, p.o. Zagreb, Zagreb – Vinkovci, 112–118.

11. Singaas, E.L., Sharkey, T.D., 1998: The regulation of isoprene emission responses to rapid leaf temperature fluctuations. *Plant Cell Environment*, 21: 1181-1188
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00380.x>
12. Srinivasan, A., Saxena, N. P., Johansen N.P., 1999: Cold tolerance during early reproductive growth of chickpea (*Cicer arietinum* L.): genetic variation in gamete development and function. *Field Crop Research*, 60: 209–222
[http://dx.doi.org/10.1016/S0378-4290\(98\)00126-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-4290(98)00126-9)
13. Sever, K., 2012: Utjecaj ekofizioloških čimbenika na razvoj rasplodnih organa hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). Diplomski rad, Šumarski fakultet, prosinac 2012, Zagreb, Hrvatska.
14. Sever, K., Ž. Škvorc, D. Krstonošić, M. Z. Ostrogović, J. Franjić, 2013: Koji ekofiziološki čimbenici utječu na reprodukciju šumskoga drveća i da li je ono u prošlosti rađalo sjemenom češće i obilnije? *Radovi – Šumar. inst. Jastrebar*. 45 (2): 175–194.
15. Škvorc, Ž., Franjić, J., Sever, K., 2008: Fiziologija bilja (interna skripta). Sveučilište u Zagrebu – Šumarski fakultet, Zagreb, 4–95.
16. Trinajstić, I., 1996: Taksonomska problematika hrasta lužnjaka u Hrvatskoj. Hrvatska akademija znanosti i umjetnosti, Centar za znanstveni rad u Vinkovcima i Hrvatske šume, p.o. Zagreb, Zagreb - Vinkovci 96–101.