

# Istraživanje anatomske građe lista kao metoda za utvrđivanje razlika između autohtonih svojiti iz roda *Quercus* L.

---

Kolarić, Iskra

Master's thesis / Diplomski rad

2013

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:108:284162>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-01-09**



Repository / Repozitorij:

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



**ŠUMARSKI FAKULTET SVEUČILIŠTA U ZAGREBU**

**SVEUČILIŠNI DIPLOMSKI STUDIJ**

**URBANO ŠUMARSTVO, ZAŠTITA PRIRODE I OKOLIŠA**

**ISKRA KOLARIĆ**

**ISTRAŽIVANJE ANATOMSKE GRAĐE LISTA KAO  
METODA ZA UTVRĐIVANJE RAZLIKA IZMEĐU  
AUTOHTONIH SVOJTI IZ RODA *Quercus* L.**

**DIPLOMSKI RAD**

**ZAGREB, 2013.**

# ŠUMARSKI FAKULTET SVEUČILIŠTA U ZAGREBU

## ISTRAŽIVANJE ANATOMSKE GRAĐE LISTA KAO METODA ZA UTVRĐIVANJE RAZLIKA IZMEĐU AUTOHTONIH SVOJTI IZ RODA *Quercus* L.

### DIPLOMSKI RAD

Diplomski studij: Urbano šumarstvo, zaštita prirode i okoliša

Predmet: Metode biljne taksonomije

Ispitno povjerenstvo:     1. Izv. prof. dr. sc. Željko Škvorc  
                                   2. Prof. dr. sc. Jozo Franjić  
                                   3. Dr. sc. Krunoslav Sever

Student: Iskra Kolarić

JMBAG: 0068203413

Broj indeksa: 234/2011

Datum odobrenja teme: 27.5.2013.

Datum predaje rada: 10.12.2013.

Datum obrane rada: 17.12.2013.

**Zagreb, prosinac 2013.**

## KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Naslov	Istraživanje anatomske građe lista kao metoda za utvrđivanje razlika između autohtonih svojti iz roda <i>Quercu</i> L.
Title	Research of leaf anatomy as a method for determining differences among the autochthonous taxa in the genus <i>Quercus</i> L.
Autor	Iskra Kolarić
Adresa autora	Vlaška 94a, 10 000 Zagreb
Mjesto izrade	Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu
Vrsta objave	Diplomski rad
Mentor	Izv. prof. dr. sc. Željko Škvorc
Izradu rada pomogao	Dr. sc. Krunoslav Sever
Godina objave	2013.
Obujam	30 strana, 10 slika, 3 tablice i 44 literaturna navoda
Ključne riječi	Morfologija lista, <i>Quercus</i> , anatomija lista
Key words	Leaf morphology, <i>Quercus</i> , leaf anatomy
Sažetak:	<p>Rod <i>Quercus</i> poznat je po svojoj varijabilnosti pa je tako njegova taksonomska i genetička struktura postala predmetom brojnih istraživanja. Naime, varijabilnost morfoloških, genetičkih i fizioloških svojstava uzrokovana je širokim arealom vrsta te vrlo izraženom varijabilnosti edafskih i hidroloških prilika pod kojima usjevaju. Kao najvažnije taksonomske značajke pokazale su se morfološke karakteristike koje su pod velikim utjecajem klimatskih i stanišnih uvjeta.</p> <p>Cilj ovog rada bio je na temelju literaturnih podataka prikazati ključne razlike u anatomske građe lista između autohtonih svojti roda <i>Quercus</i> što uključuje <i>Q. robur</i>, <i>Q. petraea</i>, <i>Q. pubescens</i>, <i>Q. frainetto</i>, <i>Q. cerris</i>, <i>Q. ilex</i> i <i>Q. coccifera</i>.</p>

## ZAHVALA

Željela bih se zahvaliti mentoru, izv. prof. dr. sc. Željku Škvorcu na pomoći pri odabiru teme i prikupljanju literature potrebne za pisanje ovoga rada.

Veliko HVALA dr. sc. Krunoslavu Severu na strpljenju, dobroj volji i na utrošenom vremenu pri prikupljanju literature, obradi podataka i pomoći pri samoj izradi i provjeri roda.

Također bih se željela zahvaliti svojim prijateljima i kolegama na podršci i ugodnom društvu tijekom studija. S vama je sve bilo ljepše i lakše proći.

Hvala cijeloj obitelji, a najviše roditeljima i sestri koji su mi oduvijek bili najveća moralna, emocionalna i financijska podrška do sada. Neizmjereno sam vam zahvalna na svemu što ste učinili za mene – bez vas ništa ne bi bilo moguće.

## **Sadržaj**

1.	UVOD .....	1
1.1.	Taksonomska problematika i rasprostranjenost roda Quercus .....	1
1.2.	Varijabilnost roda Quercus.....	3
1.3.	Taksonomske metode.....	4
1.4.	Anatomska građa lista.....	5
2.	CILJ RADA .....	9
3.	MATERIJALI I METODE .....	10
4.	REZULTATI .....	11
4.1.	Morfološke značajke lista.....	11
4.2.	Građa mezofila .....	15
4.3.	Dlakavost.....	18
4.4.	Građa puči .....	19
5.	RASPRAVA .....	22
6.	ZAKLJUČAK .....	26
	LITERATURA.....	27

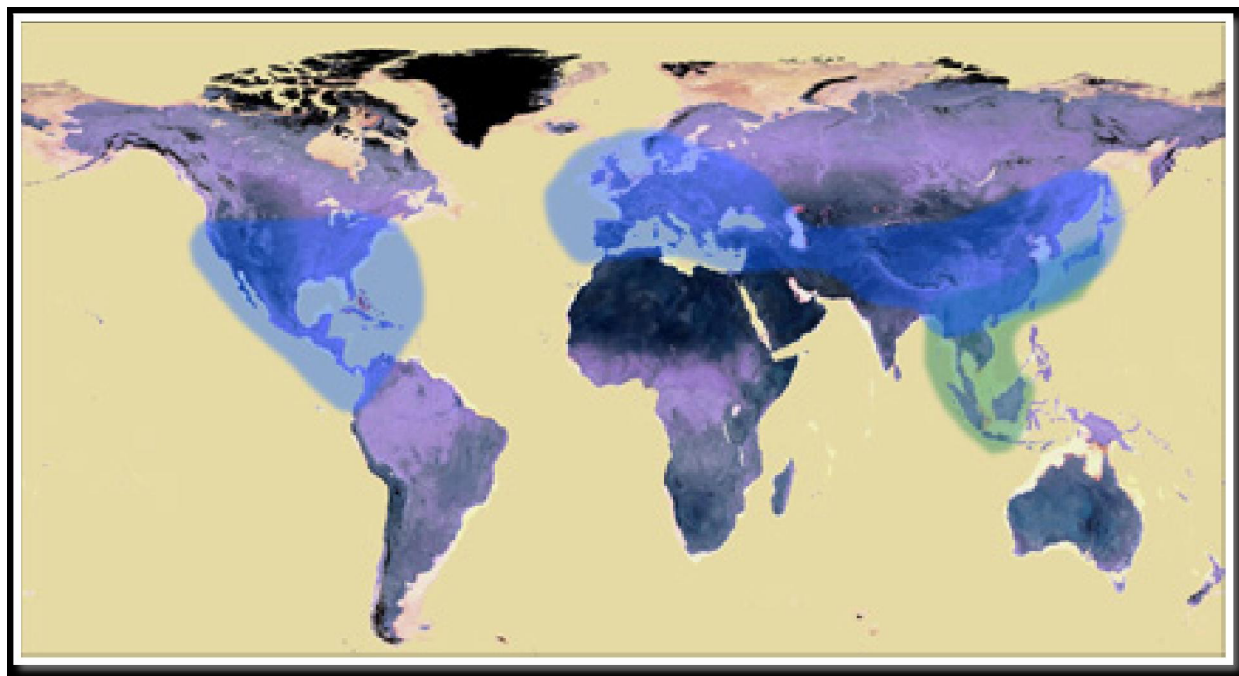
## 1. UVOD

### 1.1. Taksonomska problematika i rasprostranjenost roda *Quercus*

Rod *Quercus* najznačajniji je rod iz porodice bukava (*Fagaceae*). Svojom općom rasprostranjenošću vrste roda *Quercus* zauzimaju veliko područje u čitavom pojasu sjeverne hemisfere. S obzirom na broj vrsta spada u najbogatije drvenaste rodove, a njihov broj u literaturi jako varira pa se tako mogu pronaći podaci od oko 200 pa sve do više od 600 vrsta drveća, rjeđe grmlja. Tako velike razlike u opisanom broju vrsta posljedica su različitog shvaćanja širine vrsta i roda kod botaničara (Franjić 1996).

U taksonomskom smislu hrastovi pripadaju razredu *Magnoliophyta*, redu *Fagales*, porodici *Fagaceae*, te rodu *Quercus* (Ducousso i dr. 1993).

S obzorom na koncentraciju pojedinih skupina vrsta možemo razlikovati sjevernoamerički, europsko-zapadnoazijski i istočnoazijski razvojni centar (Trinajstić 1996).



Slika 1. Rasprostranjenost roda *Quercus*; označeno žutom - podrod *Euquercus*, rodom - podrod *Cyclobalanopsis*

Najčešće korištene podjele roda *Quercus* su one koje su napravili Schwarz (1936, 1964) i Camus (1938). Nixon (1993) i Manos i dr. (1999) su na temelju opsežnih istraživanja morfologije, te kloroplastnog i jezgrinog genoma predložili novu klasifikaciju i tipifikaciju imena sekcija unutar roda *Quercus*.

#### Podjela roda *Quercus* prema Schwarz-u (1936)

Rod *Quercus* L.

- Podrod *Lepidobalanus* (Endl.) Oerst.
  - Sekcija *Roburoides* Schwz.
  - Sekcija *Robur* Rchb.
  - Sekcija *Prinus* Loud.
  - Sekcija *Prinopsis* Schwz.
  - Sekcija *Dascia* Ky.
  - Sekcija *Gallifera* Spach
- Podrod *Cerris* (Spach) Oerst.
  - Sekcija *Suber* Rchb. em Schwz.
  - Sekcija *Aegilops* Rchb. em Schwz.
  - Sekcija *Erythrobalanopsis* Oerst.
  - Sekcija *Eucerris* Oerst.
- Podrod *Sclerophyllodrys* Schwz.
  - Sekcija *Ilex* (Endl.) Oerst.
  - Sekcija *Pachyphyllum* Schwz.
  - Sekcija *Cocccifera* Spach
  - Sekcija *Protobalanus* Trel.
  - Sekcija *Lepidobalanoides* Oerst.

#### Podjela roda *Quercus* prema Schwarz-u (1964)

Rod *Quercus* L.

- Podrod *Quercus*
- Podrod *Eritrobalanus* (Spach) Oerst.
- Podrod *Sclerophyllodrys* Schwz.
- Podrod *Cerris* (Spach) Oerst.

#### Podjela roda *Quercus* prema Camus (1938)

Rod *Quercus* L.

- Podrod *Cyclobalanopsis* Schneider
- Podrod *Euquercus* Hickel et Camus
  - Sekcija *Cerris* Spach
  - Sekcija *Mesobalanus* Camus
  - Sekcija *Lepidobalanus* Endlicher
  - Sekcija *Macrobalanus* Oerst.
  - Sekcija *Protobalanus* Trel.
  - Sekcija *Erythrobalanus* Oerst.

#### Podjela roda *Quercus* prema Nixon-u (1993) i Manos-u i dr. (1999)

Rod *Quercus* L.

- Podrod *Cyclobalanopsis* (Oerst.) Schneider
- Podrod *Quercus*
  - Sekcija *Quercus*
  - Sekcija *Cerris* Loud.
    - skupina *Cerris*'
    - skupina *Ilex*'
  - Sekcija *Lobatae* Loud.
  - Sekcija *Protobalanus* Trel.

Tablica 1. Podjele roda *Quercus*



Pri obradi roda *Quercus* za ediciju „Flora Europaea“ Schwarz (1964) navodi 28 vrsta hrastova u europskoj flori, dok u drugom izdanju (Schwarz 1993) navodi 20 vrsta hrastova koji su rasprostranjeni u Europi. Prema Kleinschmit (1993) u Europi je autohtono 24 vrste i njihovih križanaca. Od toga je 15 vrsta listopadno a 9 vazdazeleno. Od spomenutih 24, osam vrsta ima ekonomsku važnost (Kleinschmit 1993). Nixon (1993) navodi da u Sjevernoj Americi raste oko 85 vrsta, u Meksiku i srednjoj Americi 150-200 vrsta, u Aziji oko 150, u Europi i sjevernoj Africi 8-12, a u Južnoj Americi jedna vrsta.

U Hrvatskoj je rod *Quercus* zastupljen sa sedam autohtonih vrsta. Neki od njih su listopadni *Quercus robur* L. – hrast lužnjak, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. – hrast kitnjak, *Quercus pubescens* Willd. – hrast medunac, *Quercus cerris* L. – cer i *Quercus frainetto* Ten. – sladun, dok su *Quercus ilex* L. – crnika i *Quercus coccifera* L. – oštrika vazdazeleni. Također, u hrvatskoj se mogu naći i neke druge vrste, primjerice *Q. alba*, *Q. palustris*, *Q. rubra*, *Q. suber*. Lužnjak, kitnjak, medunac, dub i crnika formiraju važne klimatogene šumske zajednice koje imaju veliku socijalnu i ekonomsku važnost, dok ostale vrste pridolaze pojedninačno ili u šumskim zajednicama lokalnog značaja te je njihova socijalna funkcija važnija od ekonomske. Šume u Hrvatskoj zauzimaju dva milijuna hektara ili 35% površine, a od toga hrastove šume pokrivaju oko 30% što iznosi 615 000 hektara (Matić 1996). U ukupnom drvnom fondu Republike Hrvatske po zastupljenosti lužnjak je na drugom, a kitnjak na trećem mjestu.

## **1.2. Varijabilnost roda *Quercus***

Nekoliko taksonomskih skupina unutar roda *Quercus* poznati su po svojoj varijabilnosti, što je dovelo do problema u njihovoj identifikaciji svojiti do razine vrste (Burger 1975). Širok areal vrsta roda *Quercus*, te vrlo izražena varijabilnost edafskih i hidroloških prilika pod kojima uspjevaju uvjetovali su vrlo izraženu varijabilnost morfoloških, genetskih i fizioloških svojstava. Dakle, morfološka varijabilnost pojedine vrste hrastova može biti posljedica različitosti unutar nje, međuvrskog križanja ili odraz ekoloških uvjeta u kojima obitava. Međuvrsna križanja vrlo su česta unutar roda *Quercus* zahvaljujući manje izražajnoj reproduktivnoj barijeri i prilagodbi vrsta na uvjete staništa. Zbog velikog broja vrsta i ogromne varijabilnosti taksonomska i genetička struktura roda *Quercus* postala je predmetom brojnih istraživanja

znanstvenika iz različitih područja. Literaturni podaci ukazuju na činjenicu da širina varijabilnosti ovisi o populaciji, da je ona više izražena na individualnoj nego populacijskoj razini, te da je genetska raznolikost značajno veća između stabala neke populacije nego između istraživanih populacija (Krstinić i dr. 1996; Bogdan i dr. 2004).

Kod europskih hrastova najveći se problem ispoljava pri determinaciji vrsta podroda *Quercus*, posebice kod kompleksa *Quercus robur* - *Quercus petraea* - *Quercus pubescens*. Švedski botaničar Linné (1753) te je tri vrste smatrao jednom: *Quercus robur* L. Tek su relativno nedavno te tri vrste odvojene (Camus 1938-39), premda još uvijek postoji mnogo neodgovorenih pitanja povezanih sa determinacijom tih vrsta.

### **1.3. Taksonomske metode**

Klasifikacijom biljaka bavi se taksonomija ili sistematika. Taksonomija predstavlja dio botaničke znanosti kojoj je zadatak da utvrdi i karakterizira sve biljke te da ih svrsta u pregledan i prirodan sustav, odnosno, takav sustav koji, osim što udovoljava praktičnoj potrebi preglednosti, nastoji izraziti koliko je to najviše moguće prirodne, filogenetsko –srodstvene odnose između biljaka.

Kao najprikladnije značajke za diskriminaciju svojti roda *Quercus* ispostavile su se morfološke značajke lišća i plodova. Većina skupina i u svim taksonomskim rangovima primarno je definirana morfološkim odlikama. Morfološke značajke biljke vrlo su brojne, a praktično se dijele u skupine makromorfoloških značajki koje su vidljive prostim okom, te mikromorfoloških značajki koje su vidljive uz dodatno povećanje. To se područje osobito razvija primjenom elektronske mikroskopije (Bačić 1996, 1997; Bussotti i Grissoni 1997). Unutar brojnih morfoloških značajki nerijetka je podjela na morfološke značajke vegetativnih i generativnih organa. Vegetativni biljni organi često obavljaju niz funkcija istodobno, kao što su primjerice potpora, asimilacija, provodnja i dr., zbog čega imaju povećanu adaptivnu sposobnost i fenotipsku plastičnost. Posljedica toga jest povećana varijabilnost pojedinih vegetativnih organa i smanjena primjenjivost u sistematskoj botanici.

Suvremena sistematska botanika koristi veliku količinu podataka podrijetlom iz različitih bioloških područja. Ovisno o načelnom izvoru podataka razlikujemo one koji

dolaze od samih biljaka (morfologija, anatomija, genetika, fitokemija i dr.), oni podaci koje proizlaze iz odnosa jedne biljke s drugom biljkom ili drugim organizmom, te oni koji proizlaze iz odnosa biljke s okolišem.

Sama primjena podataka pokazala je da su anatomske podatke podložni istim metodološkim postupcima obrade kao i drugi tipovi značajki kao što su uzorkovanje, pouzdanost i varijabilnost podataka, homoplastičnost i sl., te su uspješnije prilikom upotrebe zajedno sa drugim tipovima značajki. Anatomske značajke pokazale su se u pojedinim slučajevima dobrim dijagnostičkim značajkama, ali i kao prikladne za filogenetske rekonstrukcije i utvrđivanje srodstvenih odnosa. Međutim, za razliku od morfološke i genetske varijabilnosti hrastova, varijabilnost anatomske građe daleko je slabije izražena.

#### **1.4. *Anatomska građa lista***

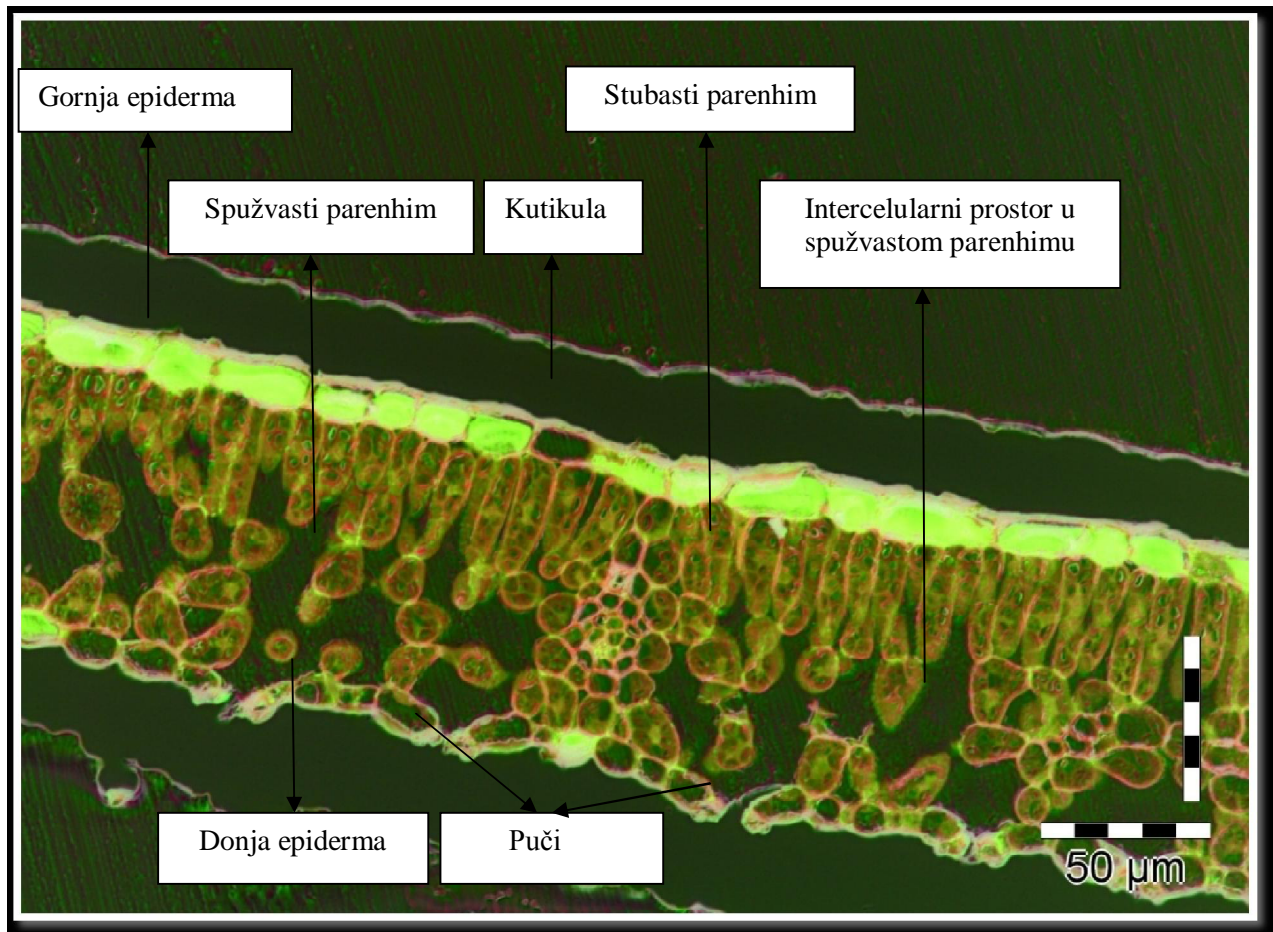
List je vegetativni biljni organ koji vrši asimilaciju i transpiraciju (Mauseth 2003). Razvija se u atmosferi te se tijekom evolucije poprilično drugačije razvio od svih biljnih vegetativnih organa. U anatomske pogledu list nije tako jako diferenciran kao u morfološke, ali je diferenciraniji u usporedbi s ostalim vegetativnim organima.

S obzirom na anatomske podjelu, hrastovo lišće spada u skupinu dorziventralnih (bifacijalnih) listova koji su svojstveni svim listopadnim vrstama (Mauseth 2003). Kod dorziventralnog lista razlikuje se gornja i donja strana (Dickison 2000, Mauseth 2003, Evert 2006). Prema tome i epiderma dorziventralnog lista diferencirana je na gornju i donju (Slika 2.).

Stijenke stanica epiderme su celulozne i obično prema vanjske strani odebljale. Ta vanjska strana stanica epiderme pokrivena je često tankom, nježnom i homogenom kožicom plutastoga karaktera - kutikulom, izgrađenom od kutina. Kutikula štiti biljku od prevelikog isušivanja ili navlaživanja. Kutikula je epidermalnih stanica vrlo često prevučena tankom prevlakom, koja se naziva vosak.

Funkcija epiderme ogleda se u zaštiti unutarnjeg tkiva (parenhima) od štetnog utjecaja vanjskih čimbenika (mehanička oštećenja, nepovoljne meteorološke prilike, napad kukaca i dr.), prevelikog i prebrzog gubitka vode i prekomjernog zagrijavanja

unutrašnjosti lista (Beck 2005). Stanice epiderme čvrsto prilježu jedna do druge (nema intercelularnih prostora), sadrže velike vakuole koje potiskuju citoplazmu uz staničnu stjenku.



*Slika 2. Poprečni presjek anatomske građe dorziventralnog lista (primjer hrasta lužnjaka)*

Prema Mauseth (2003) i Lambers i dr. (2008) debljina epiderme može biti dobar pokazatelj ekoloških prilika u kojima se neka jedinka razvija. Prema tome deblja epiderma neke jedinke u usporedbi s drugom jedinkom iste vrste ukazuje na to da ova prva raste ili je prilagođena na suše stanište. Jedinke s debljom epidermom efikasnije sprečavaju nekontrolirani gubitak vode evapotranspiracijom iz unutrašnjeg staničja lista (parenhima).

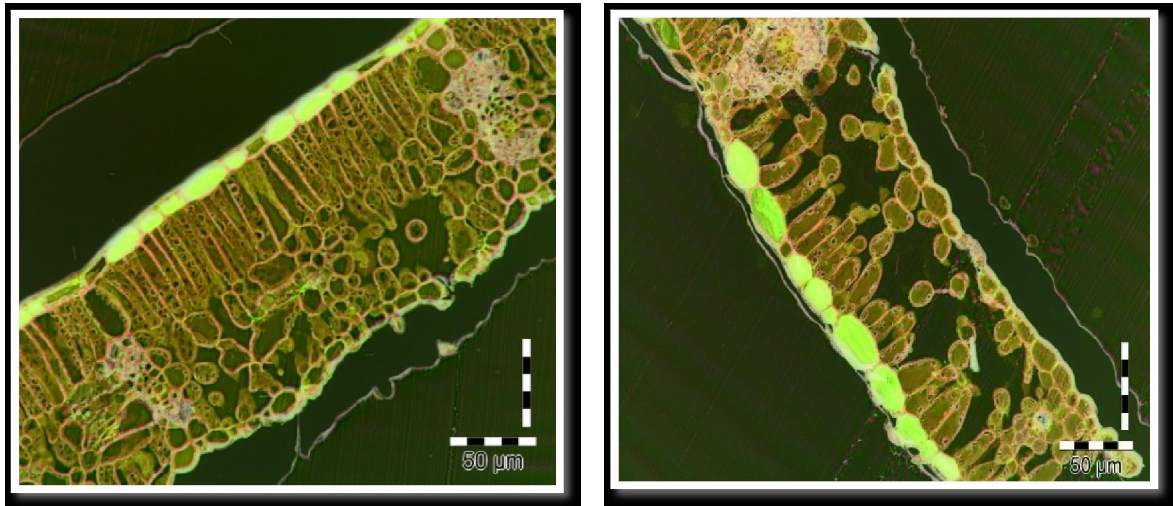
Donja epiderma se razlikuje od gornje po tome što se u njoj nalaze puči (Slika 2.) koje služe za izmjenu plinova (izlučivanje vode i kisika te usvajanje ugljičnog dioksida). Prema potrebi, a u skladu s okolišnim prilikama puči se pomoću para bubrežastih stanica zapornica mogu po potrebi otvarati i zatvarati. Prema Dickson (2000), Lambers i dr. (2008) i Pallardy (2008) veliki broj puči s velikim otvorima ukazuje na visoku vlagu u staništu na kojem je dotična jedinka rasla.

Između gornje i donje epiderme kod dorziventralnog lista se nalazi parenhimsko (temeljno) staničje ili mezofil lista koje je diferencirano na dva dijela. Prvi dio koji se nalazi ispod gornje epiderme naziva se stubasti ili palisadni parenhim koji je izgrađen od izduženih stanica koje su pravilno poput stupova (palisada) nanizane jedna do druge (Slika 2.). Stanice stubastog parenhima sadrže veliki broj kloroplasta koji su bogati zelenim pigmentom (klorofilom) odgovornim za odvijanje fotosintetskog procesa. S obzirom na to stubasti parenhim ima asimilacijsku funkciju (produkcija ugljikohidrata) pa se često puta naziva i asimilacijski parenhim (Dickison 2000, Evert 2006).

Između stubastog parenhima i donje epiderme nalazi se dio mezofila koji je izgrađen od poligonalnih stanica koje nisu tako tjesno nanizane jedna do druge pa zahvaljujući tome između sebe stvaraju mnogo intercelularnih prostora (Slika 2.). Zbog takvog rasporeda stanica to staničje nalikuje na spužvu i naziva se spužvasti parenhim. Intercelularni prostori (intercelulari) u spužvastom parenhimu međusobno su povezani i tvore jedinstven sustav koji je preko puči u kontaktu s atmosferom. Prema tome, funkcija spužvastog parenhima prvenstveno je transpiracijska (izlučivanje vodene pare iz lista/biljke), zbog čega se često puta naziva i transpiracijski parenhim. Stanice spužvastoga parenhima sadrže manji broj kloroplasta (klorofila) pa je zbog toga donja strana dorziventralnog lista obično svjetlija od gornje strane (Dickison 2000, Mauseth 2003, Evert 2006).

Odnos debljine stubastoga i spužvastoga parenhima često puta ukazuje na svjetlosne prilike u kojima neka jedinka raste. U slučaju kada je stubasti parenhim deblji radi se o biljci koja je tijekom svoga razvoja bila izložena direktnom sunčevom svjetlu, a kada je spužvasti parenhim deblji radi se o biljci koja je bila izložena difuznom svjetlu tj. biljci koja je rasla u zasjeni (Slika 3.). Prema Larcher (2003) debljina stubastoga parenhima jasno ukazuje na svjetlosne uvjete u kojima se neka

jedinka ili list razvija. Važno je napomenuti kako se na istoj biljci ovisno o izloženosti svjetlu mogu nalaziti listovi „svjetla“ kod kojih je stubasti parenhim deblji od spužvastog i „sjene“ kod kojih je spužvasti parenhim deblji od stubastog (Larcher 2003).



*Slika 3. Odnos debljine stubastog i spužvastog parenhima u listu hrasta lužnjaka razvijanog pod utjecajem direktnog sunčevog svjetla (Prikaz A) i difuznog svjetla (prikaz B).*

## **2. CILJ RADA**

Cilj ovoga rada biti će na temelju literarturnih podataka prikazati ključne razlike u anatomskoj građi lista između autohtonih svojti iz roda *Quercus* L. koje su nastale tijekom njihove specijacije, te prikazati mogućnost razlikovanja vrsta na temelju razlika u njihovoj anatomskoj građi.

### 3. MATERIJALI I METODE

Materijali i metode su sukladni korištenoj literaturi iz koje su crpljeni podaci na temelju kojih su prikazani rezultati ovoga istraživanja.

Korištena literatura navedena je abecednim redom:

- Bačić, T., 1981: Investigations of stomata of three oak species with light and scanning electron microscope.
- Bačić, T., Miličić, D., 1985: Contribution to the leaf anatomy of *Quercus ilex* L.
- Bačić, T., Miličić, D., 1988: Leaf anatomy of a *Quercus coccifera* L. form from the East Adriatic coast.
- Boratynski, A., Marcysiak, K., Lewandowska, A., Jasinska, A., Iszkulo, G. & Burczyk, J. 2008: Differences in leaf morphology between *Quercus petraea* and *Q. robur* adult and young individuals.
- Bruschi, P. et al. 2000: Morphological and Molecular Differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus pubescens* Willd. (Fagaceae) in Northern and Central Italy.
- Dupouey J.- L., Badeau V., Morphological variability of oaks (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus pubescens* Willd) in northeastern France: preliminary results.
- Günthardt-Goerg, M.S., Kuster, T.M., Arend, M., Vollenweider, P. 2013: Foliage response of young central European oaks to air warming, drought and soil type.
- Kremer, A. et al. 2002: Leaf morphological differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* is stable across western European mixed oak stands.
- Škvorc, Ž. 2003: Morfološka i genetička varijabilnost hrasta medunca (*Quercus pubescens* Willd.) i duba (*Q. virgiliana* (Ten.) Ten.) u Hrvatskoj.
- Trinajstić, I. 2007: O problemu međusobnog razlikovanja hrastova *Quercus pubescens* Willd. i *Quercus virgiliana* (Ten.) Ten.



## 4. REZULTATI

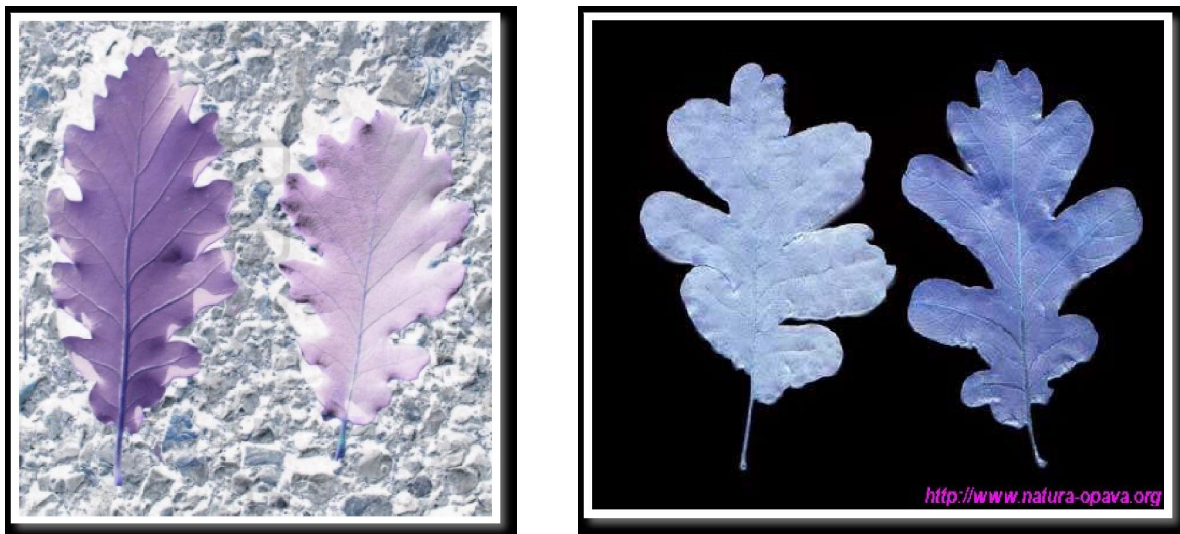
### 4.1. Morfološke značajke lista

Budući da o morfologiji navedenih hrastova kao i o problemu njihova prepoznavanja i razlikovanja i kod botaničara i kod šumarskih stručnjaka postoje velike teškoće, osvrnut ćemo se na morfologiju i problem prepoznavanja, odnosno međusobnog razlikovanja navedenih hrastova, tim više, što problem razlikovanja navedenih hrastova postoji i u europskoj literaturi. Naime, raznolikost u obliku i veličini lista između bjelogoričnog lišća iznenađujuće je visoka.

Varijabilnost i polimorfnost hrastova uvjetovana je i činjenicom da se praktički svi hrastovi unutar iste sekcije međusobno križaju, ukoliko rastu jedni uz druge i ukoliko postoji odgovarajuće stanište za preživljavanje križanaca (Grant 1981).

Svi su oni morfološki razmjerno slični, pa se često teško mogu međusobno razlikovati. Međutim, svaki od navedenih hrastova ima razmjerno karakterističnu rasprostranjenost. Poznato da se hrastovi međusobno lagano križaju, pa na kontaktu pojedinih vrsta postoje mnogobrojni njihovi križanci. Zbog toga ih je na terenu vrlo često nemoguće međusobno oštro razgraničiti. Tako vrste *Q. pubescens* i *Q. virgiliana* nemaju jasne geografske granice, pa postoji teoretska mogućnost da se u područjima u kojima se te vrste međusobno dodiruju ili preklapaju javlja spontana hibridizacija i pojava hibridnih kombinacija. Schwarz (1937, 1964) razlikuje obje vrste, dok u drugom izdanju „Europske flore”, koje je objavljeno poslije Schwarzove smrti (Schwarz 1992), vrsta *Q. virgiliana* se smatra samo kao sinonim vrste *Q. pubescens*.

Vrste *Q. pubescens* i *Q. virgiliana* mogu se međusobno razlikovati na temelju više morfoloških značajki. To su morfologija lista, izgled kore na bazi debla, morfologija ženskoga cvata, položaj zreloga žira i morfologija kupule.



Slika 4. Prikaz lišća vrsta *Q. pubescens* i *Q. virgiliana*

Prema literaturnim podacima (Schwarz 1937, 1964) kao razlika u morfologiji lista između vrsta *Q. pubescens* i *Q. virgiliana* navodi se broj režnjeva plojke i dužina peteljke. *Q. pubescens* ima na plojci 5–7 pari režnjeva i peteljku najviše dugu do 3 cm, a *Q. virgiliana* ima na plojci 3–4 (-5) pari režnjeva i peteljku dugu preko 3 cm. Ukoliko postoji odstupanje od navedenog pravila radi se o križancima ili o listovima dugih sterilnih izbojaka ili izbojaka iz panja.

Slična je situacija kod nas npr. s vrstama *Q. petrea* i *Q. robur*. Te se dvije vrste kod nas tako jasno razlikuju, da i u svakom pojedinom primjerku (stablu) nema dvojbe da li je ono *Q. petrea* ili *Q. robur*. U srednjoj i zapadnoj Europi situacija je drukčija, pa tamo u mnogo slučajeva nije moguće navedene vrste međusobno jasno morfološki razgraničiti. U tom smislu postoje i gledišta (Gams 1924, Ollson 1975) da se u navedenom slučaju radi samo o jednoj vrsti – *Q. robur*, jer su populacije *Q. robur* i *Q. petrea* međusobno povezane nizom infraspecijskih oblika. To je lagano objašnjivo, jer vrste *Q. robur* i *Q. petrea* na mnogo mjesta rastu zajedno i izgrađuju mješovite sastojine. U kopnenom dijelu Hrvatske sjeverno i sjeveroistočno od Dinarida *Q. robur* je ograničen na planarni pojas s visokom razinom podzemne vode (Trinajstić 1995, 1998), dok se *Q. petrea* razvija izvan dohvata poplavne vode. Zbog toga su uvjeti za međusobno križanje navedenih vrsta relativno ograničeni, a niti

eventualni njihovi križanci nemaju uvjete za preživljavanje, jer za njih danas ne postoji intermedijarno, tzv. „hibridno” stanište (Anderson 1948).



Slika 5. Prikaz lišća vrsta *Q. robur* i *Q. petraea*

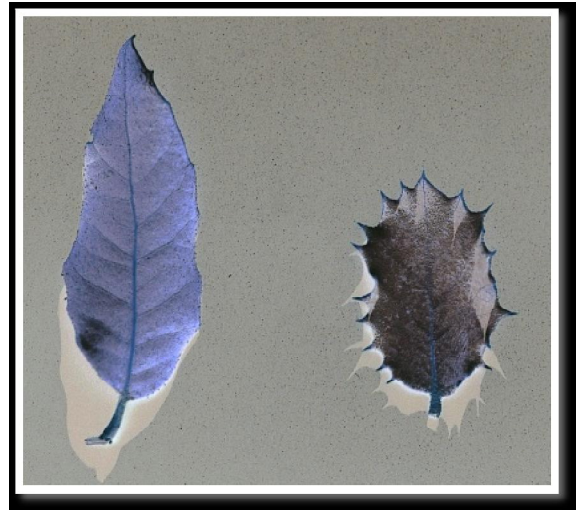
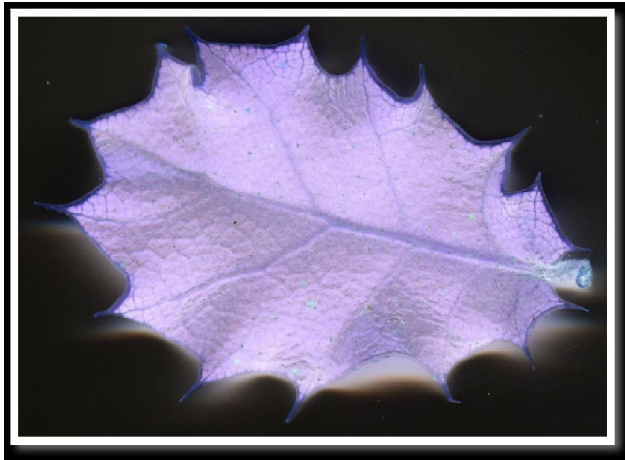
Uspoređujući morfološke karakteristike *Q. robur*, *Q. petraea* i *Q. pubescens* (Tablica 2) došlo se do zaključka da se vrste razlikuju. Pa tako, duljina peteljke bila je najmanja kod *Q. robur*, dok je napiljenost ruba lista isto tako najmanje izražena kod *Q. robur*, zatim slijedi *Q. petraea*, te *Q. pubescens* sa najvećim vrijednostima. Također, lišće tih vrsta razlikuje se po broju interkalarnih vena ( $Q_{pu} < Q_{pe} \leq Q_{ro}$ ), režnjevima ( $Q_{ro} < Q_{pe} = Q_{pu}$ ) te najširoj horizontalnoj ravnini ( $Q_{pu} \leq Q_{pe} < Q_{ro}$ ).

Razlike između *Q. petraea* i *Q. pubescens* često su manje nego između te dvije vrste i *Q. robur*. Posebice, kod *Q. petraea* je ustanovljeno da ima dulje peteljke te veću površinu lista nego *Q. pubescens*.

		Control	AW	D	AWD
widest horizontal width (cm)	Qro	5.5 ± 0.3 <sup>pu, x</sup>	6.1 ± 0.2 <sup>(*) pe, pu, x</sup>	4.9 ± 0.2 <sup>(*) pu</sup>	5.2 ± 0.3 <sup>pu</sup>
aspect ratio (mean horizontal width/vertical length)		0.67 ± 0.02 <sup>x</sup>	0.74 ± 0.03 <sup>pu</sup>	0.64 ± 0.02 <sup>pe</sup>	0.68 ± 0.03
petiole length (cm)		3.7 ± 0.3 <sup>pe, pu</sup>	3.8 ± 0.2 <sup>pe, pu, x</sup>	3.1 ± 0.2 <sup>(*) pe, pu</sup>	3.5 ± 0.2 <sup>pe, pu, x</sup>
number of intercalary veins		4.6 ± 0.3 <sup>pu</sup>	5.1 ± 0.3 <sup>pe, pu, x</sup>	3.9 ± 0.2 <sup>pu</sup>	4.7 ± 0.3 <sup>pe, pu</sup>
one-sided number of lobes		4.6 ± 0.2 <sup>pe, pu</sup>	5.1 ± 0.1 <sup>pe, pu</sup>	4.7 ± 0.1 <sup>pe</sup>	4.8 ± 0.2 <sup>pe, pu</sup>
abaxial lamina pilosity		0.02 ± 0.02 <sup>pe, pu</sup>	0.02 ± 0.02 <sup>pe, pu</sup>	0.1 ± 0.06 <sup>(*) pe, pu</sup>	0 <sup>pe, pu</sup>
widest horizontal width (cm)	Qpe	4.9 ± 0.3	5.2 ± 0.3 <sup>ro</sup>	4.4 ± 0.3	4.5 ± 0.5
aspect ratio		0.65 ± 0.03	0.66 ± 0.03	0.57 ± 0.02 <sup>ro</sup>	0.62 ± 0.04
petiole length (cm)		6.3 ± 0.4 <sup>ro</sup>	6.9 ± 0.5 <sup>ro, pu</sup>	6.7 ± 0.4 <sup>ro</sup>	6.6 ± 0.6 <sup>ro</sup>
number of intercalary veins		4.1 ± 0.3	3.4 ± 0.3 <sup>ro</sup>	3.9 ± 1.7	3.2 ± 0.4 <sup>ro, x</sup>
one-sided number of lobes		6.0 ± 0.2 <sup>ro</sup>	5.9 ± 0.2 <sup>ro</sup>	5.4 ± 0.3 <sup>ro</sup>	5.9 ± 0.2 <sup>ro</sup>
abaxial lamina pilosity		0.5 ± 0.1 <sup>ro, pu, x</sup>	0.5 ± 0.1 <sup>ro, pu, x</sup>	0.4 ± 0.1 <sup>ro, pu, x</sup>	0.3 ± 0.1 <sup>ro, pu</sup>
widest horizontal width (cm)	Qpu	4.6 ± 0.2 <sup>ro</sup>	4.9 ± 0.2 <sup>ro, x</sup>	4.0 ± 0.2 <sup>(*) ro</sup>	4.2 ± 0.2 <sup>ro</sup>
aspect ratio		0.65 ± 0.03	0.64 ± 0.02 <sup>ro</sup>	0.59 ± 0.02 <sup>(*)</sup>	0.65 ± 0.02
petiole length (cm)		5.6 ± 0.3 <sup>ro, x</sup>	5.7 ± 0.4 <sup>ro, pe, x</sup>	5.7 ± 0.5 <sup>ro, x</sup>	5.2 ± 0.4 <sup>ro</sup>
number of intercalary veins		3.4 ± 0.4 <sup>ro</sup>	3.7 ± 0.4 <sup>ro</sup>	2.9 ± 0.3 <sup>ro</sup>	3.7 ± 0.3 <sup>ro</sup>
one-sided number of lobes		5.8 ± 0.2 <sup>ro, x</sup>	6.0 ± 0.1 <sup>(*) ro</sup>	5.1 ± 0.2 <sup>(*)</sup>	5.8 ± 0.1 <sup>ro</sup>
abaxial lamina pilosity		3.0 ± 0.3 <sup>ro, pe, x</sup>	3.2 ± 0.3 <sup>ro, pe, x</sup>	2.6 ± 0.4 <sup>ro, pe, x</sup>	2.7 ± 0.3 <sup>ro, pe, x</sup>

Tablica 2. Specifične morfološke karakteristike lista

Lišće vrsta *Q. robur* i *Q. petraea* pokazalo je značajke mezofilnog lišća, dok je lišće *Q. pubescens* pokazalo značajke kseromornog lišća kod kojeg je smanjena transpiracija, kao što je i mali broj interkalarnih vena te veliki broj režnjeva (Tablica 2).



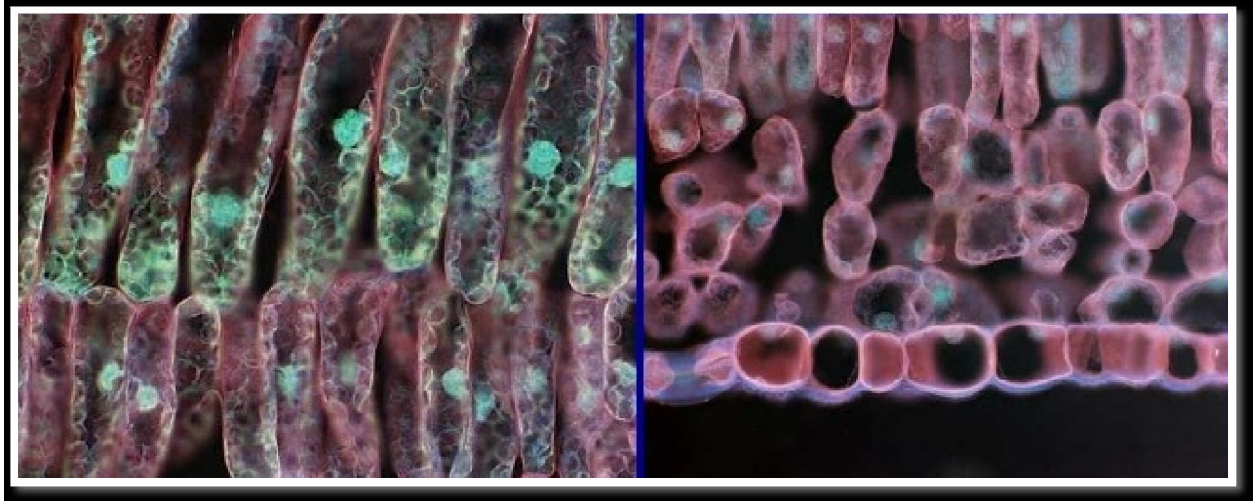
Slika 6 . Prikaz lišća *Q. coccifera* i *Q. ilex*

Lišće *Q. coccifera* veoma je izdržljivo i slično lišću *Q. ilex* koje je također vazdazeleno. Kod obe vrste lišće ostaje na stablu nekoliko godina (prosječno dvije godine). Lišće je 3,5 do 5 cm dugo, sa 3-7 režnjeva sa svake strane koji završavaju trnovitim vrhom. *Q. ilex* ima relativno kratku peteljku. Plojka je 4 do 10 cm duga i 2,5 do 4 cm široka, jajolika ili duguljastog oblika. Rub plojke je nazubljen, a broj zubaca rijetko prelazi 20. Ti zupci su prisutni uglavnom kod lišća odraslih dobro osunčanih stabala. Zupci izostaju kod mlađih stabala koji rastu u zasjeni.

#### **4.2. Građa mezofila**

Parenhimsko staničje (mezofil dorziventralnog lista) koje nalazimo kod vrsta iz roda *Quercus*, smješteno je između gornje i donje epiderme te je diferencirano na dva dijela.

Gornji dio sagrađen je od više slojeva stanica koje su u odnosu na gornju epidermu lista okomito ispružene tvoreći tako palisadni sloj stanica. Debljina palisadnoga sloja može značajno varirati ovisno o okolišnim prilikama u kojima se list razvijao. Donji dio parenhimskoga staničja građen je od stanica okruglastoga oblika tvoreći na taj način spužvasti parenhim.



*Slika 7. Palisadni i spužvasti parenhim.*

Prema Larcher (2003) debljina stubastoga parenhima jasno ukazuje na svjetlosne uvjete u kojima se neka jedinka ili list razvija. Prema tome, listovi koji se razvijaju u zasjeni mogu biti i do dva puta tanji od listova s osvjetljenoga dijela krošnje a spužvasti parenhim im je deblji od stubastog parenhima.

Mezofil lista sadrži i poneku skleremhimsku stanicu. Stanice mezofila redovito sadrže klorofil, a bogate su i kristalnim kalcijevim oksalatom te taninima (Bačić 1985).

Variables	Species <i>F</i> (d.f. = 1)	Tree <i>F</i> (d.f. = 58)	Mean values	
			<i>Q. petraea</i>	<i>Q. pubescens</i>
LL (cm)	131.50***	1.90*	9.52 (3.5)	6.94 (5)
LP (cm)	81.18***	3.21***	1.90 (18)	1.17 (19)
MWL (cm)	41.44***	2.50***	5.89 (12)	4.66 (16)
HMW (cm)	6.60*	18.70***	3.90 (15)	2.44 (87)
MDS (cm)	18.72***	5.62***	1.09 (13)	1.46 (26)
DVL (cm)	72.98***	6.71***	2.99 (12)	1.67 (46)
DS (cm)	78.31***	2.39***	1.70 (13)	1.17 (19)
WTL (cm)	22.04***	2.48***	0.78 (28)	0.73 (23)
LTL (cm)	16.68***	2.18**	0.44 (31)	0.30 (37)
NLR (no.)	13.16***	4.62***	6.40 (14)	5.62 (16)
NLL (no.)	13.02***	3.12***	6.36 (14)	5.59 (16)
NVR (no.)	13.25***	1.22 ns	8.98 (16)	6.98 (18)
NVL (no.)	38.88***	6.16***	8.93 (18)	6.93 (16)
TLL (cm)	198.60***	1.60*	11.42 (9.5)	8.11 (10.5)
LLW (cm)	46.20***	2.07**	5.62 (8)	4.50 (25)
P (%)	5.21*	4.80***	1.67 (15)	1.44 (17)
HW (%)	11.27**	4.81***	17.58 (12.5)	14.27 (22)
MWL/MDS	32.36***	3.28***	5.49 (15)	3.19 (18)
HMW/MWL	4.96*	1.21 ns	0.66 (12.5)	0.52 (33)
TTL (µm)	39.40***	1.08 ns	163.40 (10.5)	184.90 (9)
TP (µm)	28.22***	1.12 ns	74.32 (17)	87.45 (15)
TS (µm)	4.03*	2.25**	54.01 (21)	59.93 (13)
AREA (cm <sup>2</sup> )	28.75***	4.34***	30.80 (23)	21.10 (88)
DW (mg)	6.76*	3.29***	2.41 (24)	1.96 (8.5)
SDW (mg cm <sup>-2</sup> )	22.99***	0.51 ns	0.08 (13.5)	0.09 (4)
SD (no. cm <sup>-2</sup> )	61.14***	4.58***	335.60 (16)	480.60 (18.5)
LS (µm)	54.43***	14.30***	24.65 (6.5)	18.27 (26)
WS (µm)	49.23***	15.70***	18.65 (6.5)	15.08 (22)
LSWS	52.34***	14.80***	1.31 (7)	1.21 (19)
FR (µm)	400.60***	4.02***	7.13 (24)	2.01 (36)
NST (no.)	70.42***	5.28***	39.68 (40)	12.54 (56)
NGT (no.)	232.10***	17.90***	94.10 (22)	9.75 (17)
NR (no.)	16.60***	1.96**	3.33 (21)	3.76 (3.5)
LRS (µm)	234.60***	6.70***	112.10 (11)	350.70 (22)
DOR	140.60***	2.80***	1.94 (41)	3.66 (27)
AXI	88.60***	2.79***	1.21 (45)	3.74 (28)
PET	197.40***	2.57***	0.80 (62)	3.88 (28)
TSH	162.70***	1.48 ns	2.19 (35)	4.24 (16)
TW	277.50***	2.17**	0.84 (128)	4.85 (16)

Tablica 3. Srednje vrijednosti, koeficijenti varijacije (% u zagradama) i *F* statistika za karakteristike koji daju značajne rezultate ANOVA testa. Dane su samo varijable sa značajnim razlikama među dvijema vrstama, *F*, značajno kod 0.1% (\*\*\*); 1% (\*\*); i 5% (\*); ns, nema značajnih razlika kod 5%; d.f., stupanj slobode.

Pa tako, značajke povezane sa ekološkim sklonostima vrsta, kao što su debljina lisnog tkiva, specifična težina suhe tvari i lisna površina, isto tako ukazale su na značajnu razliku među vrstama *Q. petraea* i *Q. pubescens* (Tablica 3). Palisadno tkivo *Q. pubescens* značajno je tanje.

Gornja i donja epiderma vrste *Q. coccifera* ima veoma tanku stijenku, te debljina iznosi prosječno oko 10 µm, dok debljina gornje i donje epiderme *Q. ilex* iznosi oko 5 µm. S obzirom na debljinu epiderme, možemo zaključiti da je stupanj kseromorfности lišća kod *Q. coccifera* značajno viši nego kod *Q. ilex*.

S obzirom da okolišne prilike (intenzitet osvjetljenja) značajno utječu na debljinu parenhimskog staničja upitno je korištenje podataka dobivenih na temelju izmjere debljine palisadnoga i/ili spužvastoga parenhima u svrhu utvrđivanja razlike između vrsta unutar roda *Quercus*.

### **4.3. Dlakavost**

Dlake ili trihome kod biljaka su pretežno prisutne na donjoj epidermi te imaju funkciju zaštite lišća od prevelike transpiracije.

Prema Esau (1956) za vrste iz roda *Quercus* čiji se listovi odlukuju dlakavošću svojstvene su čupave i razgranjene dlake (eng. *tufted*) (Slika 8). Takav tip dlaka sastoji se od velikog broja stanica jednim dijelom umetnutih u epidermu dok drugi dio slobodno izviruje iz epiderme van. Prema tome, kod vrsta *Q. robur*, *Q. frainetto* i *Q. cerris* dlake sadrže 2 do 4 stanice, a kod vazdazelenih hrastova taj broj može biti veći od 10.

Kod vazdazelenih hrastova može se naći još jedan tip čupavih i razgranjenih dlaka koje ostaju združene iznad mjesta gdje izrastaju iz epiderme (Slika 8.). Taj tip sastoji se od dlaka koje su međusobno združene na udaljenosti od 10 do 30  $\mu\text{m}$  iznad epiderme nakon čega se granaju, tj. iz vrha takvog „združenog stupca“ brojne odvojene i duge komponente dlaka se šire u svim smjerovima. Taj tip združenih, čupavih i razgranjenih dlaka pokazao se kao najefikasniji s obzirom na sprečavanje prekomjerne transpiracije u ljetnim mjesecima kod vazdazelenih hrastova (Bačić 1985).





Slika 8. A. Prikaz čupave i razgranjene dlake svjetlosnim mikroskopom; B. Razgranjena dlaka na postolju okružena stanicama (p); C. Razgranjena dlaka na postolju okružena stanicama; bazalni dio srasao i tvori „zdrženi stupac“ (c).

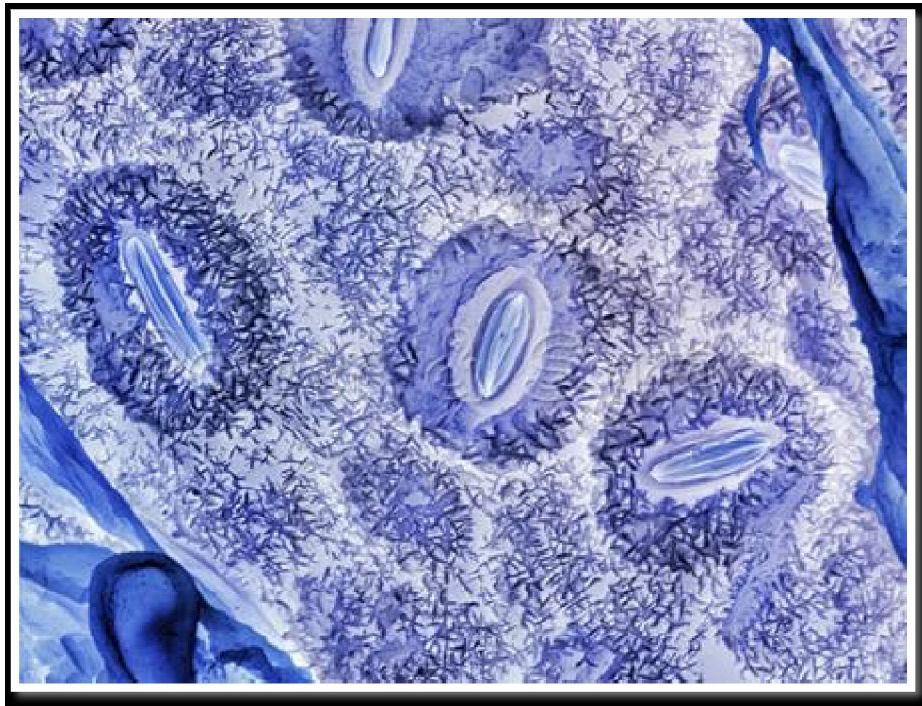
*Q. robur* okarakteriziran je potpuno golim lišće, uz prisutnost nekolicine žljezdastih dlaka. Kod *Q. petraea* pronađene su kraće zvjezdaste dlake, ali veće gustoće u odnosu na *Q. pubescens*.

Kod *Q. coccifera* žljezdaste dlake smještene su na donjoj i gornjoj epidermi. Utvrđeno je da žljezdaste dlake kraće žive u odnosu na ostale, a u prilog tome ide spoznaja da su žljezdaste dlake vazdazelenih hrastova nađene samo kod juvenilnog lišća dok kod potpuno razvijenog one izostaju. Na epidermi *Q. ilex* također su pronađene žljezdaste dlake slične strukture i oblika kao kod *Q. coccifera*. Kod mladog lišća *Q. ilex* dlake na donjoj epidermi su toliko guste da nije moguće vidjeti površinu epiderme.

#### 4.4. Građa puči

Isparavanje vode, kao i izmjena plinova, omogućena je kroz otvore na epidermi – puči. Prema podacima nađenim u literaturi (Johari 1968-1978) čini se da puči hrastova nisu bile istraživane sve do pojave elektronskog mikroskopa. Skeniranjem elektronskim mikroskopom ustanovljena je tanja epiderma lista prekrivena voštanom presvlakom kod vrsta *Q. robur* i *Q. frainetto*, dok ona kod *Q. cerris* izostaje. Guttenberg (1907) je proučavao građu puči kod *Q. ilex* te pronašao da

su središnji dijelovi stanica zapornica suženi dok su krajnji dijelovi prošireni. Stoga, čini se da puči vrste *Q. ilex* pripadaju „graminejskom“ tipu puči kojega karakteriziraju tanke stijenke na rubovima, te guste stijenke u sredini stanica zapornica i vretenasti oblik otvora. Puči vrsta *Q. robur*, *Q. cerris* i *Q. frainetto* također pripadaju tome tipu (Bačić 1979, 1981).



Slika 9. Puči kod hrasta lužnjaka

Na vanjskim stijenkama stanica zapornica kod vrsta *Q. robur*, *Q. frainetto* i *Q. cerris* uočeno je zadebljanje. Također, puči su okružene različitim brojem epidermalnih stanica. Kod vazdazelenih hrastova, broj susjednih epidermalnih stanica koji okružuju puči iznosi od 5 do 10. Toliki broj ustanovljen je i kod *Q. robur* i drugih listopadnih hrastova (Bačić 1982).

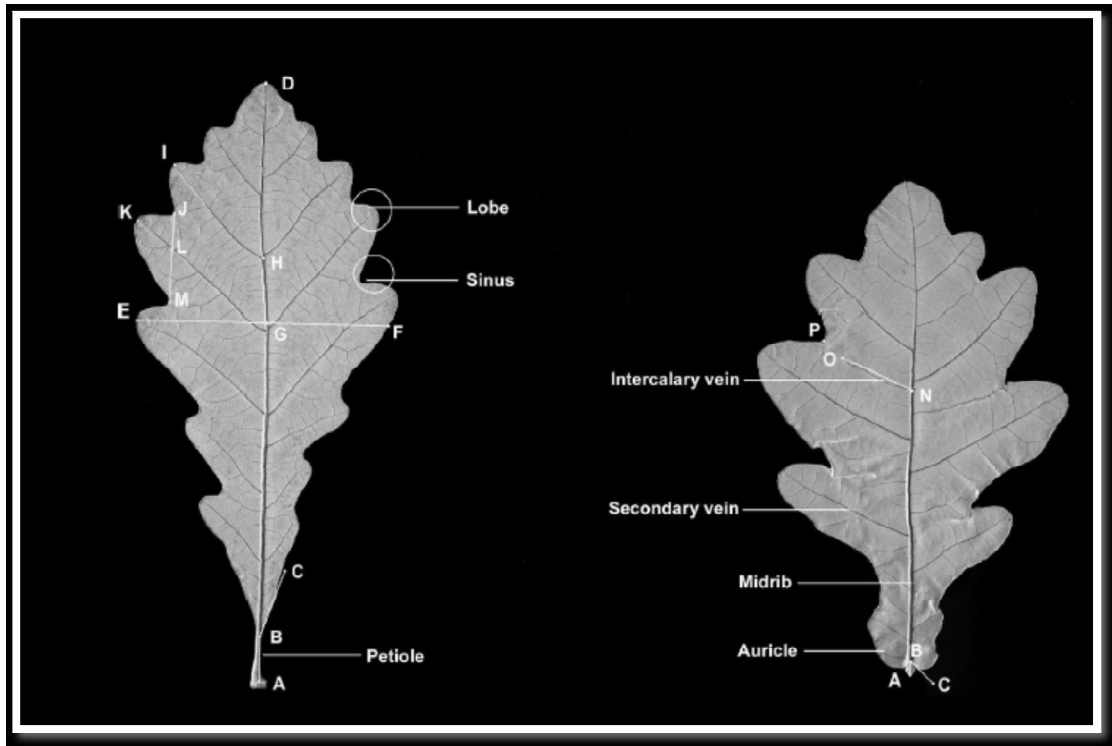
Kod *Q. petraea* puči su eliptične u formi sa glavnom osi znatno dulje, obod je širi i nepokriven voštanom presvlakom. Vrsta *Q. pubescens* ima puči veće gustoće, ali same puči su manje. Neznatno su zaobljene, obod je manji te posve prekriven voštanom presvlakom.

Pronađeno je da broj puči na lišću *Q. ilex* varira od 298 do 382 po cm<sup>2</sup>, odnosno prosječno 342 po cm<sup>2</sup>. Kod *Q. cerris* i *Q. robur* taj prosječni broj iznosi nešto više, dok kod je *Q. frainetto* nešto niži (Bačić 1982). *Q. coccifera* ima najmanju zastupljenost puči te najveće puči od svih istraživanih hrastova.

## 5. RASPRAVA

Zbog velike varijabilnosti morfoloških značajki između vrsta iz roda *Quercus*, sama identifikacija može biti teška, posebice u mješovitim sastojinama u kojima taksonomski status drveća često biva neizvjestan. U nedostatku plodova, morfologija lišća ostaje jedan od najpouzdanijih kriterija za razlikovanje tih vrsta. Većina istraživanja međuvrsne varijacije morfoloških osobina lista provedena su na lišću razvijenim pod direktnim utjecajem svjetlosti te u odraslih stabala.

Kleinschmit i sur. (1995) analizirali su morfologiju potomaka dobivenih kontroliranim križanjem te utvrdili pojavu morfološke različitosti juvenilnog nasuprot lišća odraslih jedinki. Tako se tip baze lista smatra jednim od najvažnijih i ključnih svojstava za razlikovanje lista između vrsta *Q. robur* i *Q. petraea* (Schwarz 1937, 1964, Bussoti i Grossoni 1997, Kremer i dr., 2002), diskriminirane samo u odraslih stabala. Lišće mladih stabala obiju vrsta imala su slični tip baze lista, tako da se ta karakteristika ne može koristiti za identifikaciju mladih jedinki. Dakle, sadnice oko 14-15 godina mogu se razlikovati po značajkama lišća, međutim u slučaju mlađih jedinki razlike će biti manje izražene ili nezapažene (Krahl-Urban 1959). Ipak, još uvijek postoji potreba jednoznačnog identificiranja sadnica razvijenih u prirodnim uvjetima (odnosno u sjeni okolnih stabala). Za lišće odraslih stabala razvijeno pod direktnim sunčevim utjecajem, najbolje osobine kojima se mogu diskriminirati vrste međusobno su razvoj napiljenosti ruba, prisutnost interkalarnih žila, duljina peteljke i kut baze plojke na laminarnu osnovu (Slika 10.), te širina lista i broj režnjeva, koje su i navedene za vrste *Q. petraea* i *Q. pubescens* (Bruschi i dr. 2000) ili vrste *Q. robur* i *Q. petraea* (Kremer i dr., 2002). Povećana duljina peteljke, uočena kod *Q. petraea*, može igrati veoma važnu ulogu - prostorna distribucija lišća i stoga upijanje sunčeve svjetlosti (Bacilieri i dr. 1995).



Slika 10. Tipično lišće *Q. robur* i *Q. petraea*. Naznačena su mjerena svojstva: razvoj napiljenosti ruba, prisutnost interkalarnih žila, duljina peteljke i kut baze plojke na laminarnu osnovu

Velika varijabilnost kao reakcija, uključujući i fiziološki značajna morfološka obilježja, kao što je broj interkalarnih žila ili veličina lišća (Scoffoni i dr. 2011), ukazuje na sposobnost prilagodbe vrsta na promjenu klime. Kao što je primjećeno u širokom rasponu vrsta i staništa, u kserotermnih vrsta dolazi do smanjenja lisne površine što dovodi do manjeg gubitka vode putem transpiracije te povećanja mase lisne površine – LMA (Grossoni i sur., 1998; Bruschi 2010).

Mlade sadnice vrste *Q. robur*, koje ne samo da toleriraju direktan utjecaj sunčevog svjetla već zahtjevaju povećano zračenje nakon prve godine pojave uspješne obnove (Welander i Ottosson 1998), međutim, povećana dostupnost svjetla kod odraslih jedinki može biti nerazmotreni dodatni čimbenik koji dovodi do povećanog LMA na kserotermnim u odnosu na mezofilna staništa (Daas-Ghrib i dr., 2011). Kod *Q. pubescens* sa izraženijom kserotermnom strukturom lista (veća napiljenost, LMA, koncentracija klorofila, omjer C/N, povećana dlakavost, manja veličina lista i sadržaj vode) nego vrste *Q. petraea* i *Q. robur*, pokazali su najmanju

promjenu navedenih parametara nakon sušnih razdoblja. Povećana debljina palisadnog tkiva povezana je sa povećanom otpornošću na difuziju vodene pare (de Lillis, 1991). Povećan broj puči manje veličine omogućava fleksibilniju regulaciju vode, te omogućava unos ugljičnog dioksida kada je relativna vlažnost zraka niska (Abrams, 1990). Tako je primjerice kod *Q. coccifera* uočeno da ima najmanju zastupljenost te najveće puči od svih proučavanih hrastova što se smatra sposobnošću biljke da se prilagodi sušim staništima. Deblja kutikula smatra se najstarijom strategijom obrane od prevelike transpiracije. Razvoj debelog sloja dlaka (posebice kod *Q. ilex*), osigurava još bolju zaštitu, iako još nije utvrđeno što je važnije – tip dlaka ili debljina sloja. Podrod *Quercus* razvio je još jednu specifičnost – kristalnu voštanu presvlaku na kutikuli. Iako nije dostatna prepreka za kutikularnu transpiraciju, prisutnost voštane presvlake uvelike utječe na smanjenje transpiracije. Inače, vrste podroda *Quercus* imaju razmjerno tanju kutikulu i veću zastupljenost puči nego vrste podroda *Sclerophyllodrys* i *Cerris*. Prema Baranov (1925) tako kserotermne vrste imaju tanki sloj kutikule koji prelazi 5  $\mu\text{m}$ .

Prisutnost čupavih i razgranjenih dlaka karakteristična je za rod *Quercus*. Dlake se sastoje od dvije do deset stanica koje se često bočno spajaju ne samo sa osnovicom, nego ponekad i sa daljnjim dijelom dlake, koji proviruje iznad razine epiderme oblikujući drugi tip dlaka, tj. združene, čupave i razgranjene dlake. Dok je kod listopadnih vrsta roda *Quercus* zabilježena prisutnost žljezdanih dlaka, u epidermi vazdazelenih hrastova nije. Pa je tako veći broj žljezdanih dlaka uočen na lišću *Q. petraea* koje služe za obranu biljke od različitih herbivora (de Lillis, 1991), dok kod *Q. pubescens* pri tome pomažu neke druge karakteristike, kao što su vlakna, tanini i celuloza. Dlake kserofilnih hrastova sadrže značajno veći broj stanica nego dlake mezofilnih hrastova, dakle kod kserofilnih vrsta taj broj iznosi 10 do 12 stanica po dlaci, dok kod mezofilnih hrastova dlake sadrže samo 2 do 4 stanice. Povećan broj stanica koje izgrađuju dlake kod vazdazelenih hrastova očiti je primjer adaptacije biljaka na klimatske uvjete. Premda je broj razgranatih dlaka relativno mali, povećani broj stanica omogućuje potpuno prekrivanje epiderme što smanjuje prekomjernu transpiraciju.

Sve tri vrste hrastova pokazale su se tolerantne kroz morfološke prilagodbe i fiziološki oporavak nakon promjene stanišnih uvjeta. Međutim, sadnice *Q. pubescens* eksperimentalno ispitane pod istim klimatskim uvjetima, mogu se smatrati

tolerantnijima na sušu nego vrste *Q. petraea* i *Q. robur*, što odgovara i samoj prirodnoj rasprostranjenosti vrsta.

Prema Franjić (1993, 1994), za razumijevanje populacijske varijabilnosti veliku važnost imaju deskriptivni statistički pokazatelji (minimum – maksimum, aritmetička sredina, standardna devijacija i koeficijent varijabilnosti) za mjerena svojstva, a ukazuju na prisutnost postupnih promjena vrijednosti parametara u smjeru istok - zapad ili po vertikali (s obzirom na nadmorsku visinu) i podudaraju se s promjenama nekih klimatskih čimbenika (npr. količina oborina, temperatura i dr.). Rushton (1978) i Baranski (1975) smatraju da su karakteristike samog lišća tipični izraz genotipa stabla koji se javlja u dijelovima krošnje izloženom suncu. Tako se poslije obavljenih mjerenja istraživanih morfometrijskih svojstava listova pristupilo obradi osnovnih deskriptivnih statističkih pokazatelja. Analizom međupopulacijske varijabilnosti utvrđeno je postojanje statistički značajne varijabilnosti između populacija za sva ispitivana svojstva (Sig < 0,05 i Sig < 0,01). Rezultati dobiveni istraživanjem pokazuju da se u svakoj populaciji nalazi vjerojatno ista smjesa genotipova, ali da je zastupljenost (frekvencija) među njima različita. Uz to i analizom varijance između populacija i između stabala unutar svih populacija, s obzirom na istraživana svojstva lista, potvrđeni su rezultati koji ukazuju na postojanje signifikantnih razlika, kako između populacija (populacijska varijabilnost), tako i između stabala (individualna varijabilnost), s tom razlikom da su razlike između stabala veće nego razlike između populacija za svih pet istraživanih svojstava (Franjić 1996). Ovi rezultati potvrđuju neka ranija istraživanja kod drugih drvenastih vrsta i za neka druga svojstva (Eriksson i Jonsson 1986), što se može smatrati općim pravilom kod većine šumskog drveća.

## 6. ZAKLJUČAK

Na temelju prikazanih rezultata i rasprave donešeni su sljedeći zaključci:

1. Kao najvažnije taksonomske značajke ističu se morfološke karakteristike koje predstavljaju tipični izraz genotipa stabla, međutim pod velikim su utjecajem klimatskih i stanišnih uvjeta.
2. Upotreba podataka o građi mezofila nije preporučljiva u svrhu utvrđivanja razlika između vrsta unutar roda *Quercus*.
3. Prisutnost čupavih i razgranatih dlaka karakteristična je za rod *Quercus*. Za razliku od listopadnih, kod vazdazelenih hrastova prisutne su i tzv. združene čupave i razgranate dlake. Isto tako u listopadnih vrsta zabilježena je prisutnost žljezdastih dlaka dok u epidermi vazdazelenih hrastova one izostaju. Mezofilni (lužnjak i kitnjak) od kserofilnih (medunac, crnika, sladun, cer, dub i oštrika) hrastova razlikuju se s obzirom na broj stanica od kojih su izgrađene dlake na donjoj epidermi.
4. Puči kod roda *Quercus* pripadaju „graminejskom” tipu, međutim zastupljenost i veličina puči varira između vrsta.
5. Kserofilne od mezofilnih vrsta se mogu dobro razlikovati po fiziološko-anatomskim značajkama kao što su specifična lisna površina, CCI indeks, C/N odnos i dr.



## LITERATURA

1. Anderson, E., 1948: Hybrisition of the Habitat. *Evolution* 2: 1–9.
2. Bačić, T., 1981: Investigations of stomata of three oak species with light and scanning electron microscope. *Acta Bot. Croat.* 40: 85-90.
3. Bačić, T., Miličić, D., 1985: Contribution to the leaf anatomy of *Quercus ilex* L. *Acta Bot. Croat.* 44: 23-31.
4. Bačić, T., Miličić, D., 1988: Leaf anatomy of a *Quercus coccifera* L. form from the East Adriatic coast. *Acta Bot. Croat.* 47: 135-144.
5. Ballian, D., Memišević, M., Bogunić, F., Bašić, N., Marković, M., Kajba, D. 2010: Morfološka varijabilnost hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) Na području Hrvatske i zapadnog Balkana. *Šumarski list* br. 7–8: 371-386.
6. Baranski M. 1975: An analysis of variation within white oak (*Quercus alba* L.). North Carolina Agric. Exp. Sta. Tech. Bull. 236, 176 p.
7. Bogdan, S., Kajba, D., Trupčević, I.K., 2004. Genetic Variation in Growth Traits in a *Quercus robur* L. Open-Pollinated Progeny Test of the Slavonian Provenance. *Silvae Genetica* 53, 5-6: 198-201.
8. Boratynski, A., Marcysiak, K., Lewandowska, A., Jasinska, A., Iszkulo, G. & Burczyk, J. 2008: Differences in leaf morphology between *Quercus petraea* and *Q. robur* adult and young individuals. *Silva Fennica* 42(1): 115–124.
9. Bruschi, P. et al. 2000: Morphological and Molecular Differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus pubescens* Willd. (Fagaceae) in Northern and Central Italy. *Annals of Botany* 85: 325-333.
10. Dupouey J.- L., Badeau V., 1993: Morphological variability of oaks (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus pubescens* Willd) in northeastern France: preliminary results, *Ann. Sci. For.* 50: 35–40.
11. Ducouso, A., Michaud, H., Lumaret, R., 1993: Reproduction and gene flow in the genus *Quercus* L. *Ann. Sci. For.* 50(1): 91-106.
12. Esau, K. 1965: *Plant Anatomy*. Second Edition. John Wiley & Sons, Inc., New York-London-Sydney.
13. Franjić, J. 1993: Morfometrijska analiza lista i ploda hrasta lužnjaka u Hrvatskoj. Magistarski rad – Prirodoslovno-matematički fakultet. Zagreb.

14. Franjčić, J., 1994: Odnos dužine i širine plojke lista kao pokazatelj varijabilnosti hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). Simpozij - Pevalek, 23–54, Zagreb.
15. Franjčić, J., 1996: Multivarijatna analiza posavskih i podravskih populacija hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L., Fagaceae) u Hrvatskoj. Disertacija, Sveučilište u Zagrebu-Šumarski fakultet (F: 185 str.)
16. Franjčić, J. 2012: Fiziološke i anatomske značajke hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) iz odabranih populacija. Izvješće o rezultatima projekta, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu.
17. Franjčić, J., Škvorc Ž. 1997: Zimotrenost nekih vrsta hrastova (*Quercus* L., Fagaceae) na Krndiji i Dilju (Slavonija, Hrvatska). Šumarski list br. 11-12: 599-607.
18. Franjčić, J., Škvorc, Ž. 2010: Šumsko drveće i grmlje Hrvatske. Sveučilište u Zagrebu. Šumarski fakultet. Zagreb.
19. Gams, H., 1924: Beiträge zur Geschichte des *Quercus sessiliflora* Salisbury. Genetica 6: 464–468.
20. Grant, V., 1981: Plant seciation. Columbia University Press, New York.
21. Günthardt-Goerg, M.S., Kuster, T.M., Arend, M., Vollenweider, P. 2013: Foliage response of young central European oaks to air warming, drought and soil type. Plant Biology 15: 185-197.
22. Guttenberg, H., 1907: Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das imergrüne Laubblatt. Englers Bot. Jahrb. 38: 383.
23. Idžojtić, M. 2005: Listopadno drveće i grmlje u zimskom razdoblju. Sveučilište u Zagrebu. Šumarski fakultet. Zagreb.
24. Idžojtić, M. 2009: Dendrologija list. Sveučilište u Zagrebu. Šumarski fakultet. Zagreb.
25. Kelleher, C.T., Hodkinson, T.R., Douglas, G.C. & Kelly, D.L. 2005: Species distinction in Irish populations of *Quercus petraea* and *Q. robur*: Morphological versus molecular analyses. Annals of Botany 96: 1237–1246.
26. Klepac, D., 1996.: Stare šume hrasta lužnjaka i njihov doprinos razvoju Hrvatske, Hrast lužnjak u Hrvatskoj, (ur. D. Klepac), HAZU, Vinkovci-Zagreb, 13-27.
27. Klepac, D., 2000.: Najveća cjelovita šuma hrasta lužnjaka u Hrvatskoj Spačva, HAZU, Centar za znanstveni rad u Vinkovcima, Vinkovci.

28. Kremer, A. et al. 2002: Leaf morphological differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* is stable across western European mixed oak stands. *Ann. For. Sci.* 59: 777–787.
29. Krstinić, A., 1996.: Unutarpopulacijska i međupopulacijska varijabilnost hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). Poglavlje u "Monografiji o hrastu lužnjaku", HAZU: 112-118, Zagreb.
30. Matić, S. I. dr., 1996: Sjeme hrasta lužnjaka kao temeljni uvjet nastanka i opstanka lužnjakovih šuma. U: D. Klepac (ur.), *Hrast lužnjak (Quercus robur L.) u Hrvatskoj*, Hrvatska akademija znanosti i umjetnosti, Centar za znanstveni rad u Vinkovcima i Hrvatske šume, p.o. Zagreb, 145-157. Zagreb-Vinkovci.
31. Mouseth, J. D. 2003: *Botany an introduction to plant biology*. University of Texas. Austin. 848.
32. Nikolić, T. 2013: *Sistematska botanika; Raznolikost i evolucija biljnog svijeta*. ALFA d.d. Zagreb.
33. Ollson, U., 1975: Amorphological analysis of phaenotypes in populations of *Quercus* (Fagaceae) in Sweden. *Sweden Bot. Notiser* 128: 55–68.
34. Panahi, P. et al. 2012: Foliar epidermis morphology in *Quercus* (subgenus *Quercus*, section *Quercus*) in Iran. *Acta Bot. Croat.* 71(1): 95–113.
35. Pevalak-Kozlina, B. 2003: *Fiziologija bilja*. Sveučilišni udžbenik. Profil International. Zagreb.
36. Poton, S. et al. 2001: Carbon isotope discrimination and wood anatomy variations in mixed stands of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Plant, Cell and Environment* 24: 861–868.
37. Poton, S., Dupouey, J.L., Dreyer, E. 2004: Leaf morphology as species indicator in seedlings of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl.: modulation by irradiance and growth flush. *Ann. For. Sci.* 61: 73–80.
38. Rushton B.S., 1978: A multivariate approach to the hybrid problem of a *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: 1. Data acquisition, analysis and interpretation, *Watsonia* 12 : 81–101.
39. Škvorc, Ž. 2003: Morfološka i genetička varijabilnost hrasta medunca (*Quercus pubescens* Willd.) i duba (*Q. virgiliana* (Ten.) Ten.) u Hrvatskoj. Magistarski rad. Biološki odsjek PMF-a. Zagreb.
40. Trinajstić, I. 1974: *Quercus* L. *Anal. Fl. Jugosl.* 1: 460-481.

41. Trinajstić, I. 1996: Taksonomska problematika hrasta lužnjaka u Hrvatskoj. Hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) u Hrvatskoj.
42. Trinajstić, I. 2007: O problemu međusobnog razlikovanja hrastova *Quercus pubescens* Willd. i *Quercus virgiliana* (Ten.) Ten. Šumarski list br.1-2: 57-60.
43. Uzonova, K., Palamarev, E., Ehrendorfer, F., 1997: Anatomical changes and evolutionary trends in the foliar epidermis of extant and fossil Euro-Mediterranean oaks (*Fagaceae*). *Pl. Syst. Evol.* 204: 141-159.
44. Valladares, F., Chico, J.M., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E., Dreyer, E. 2002: The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to greater physiological plasticity. *Trees* 16: 395-403.